

TESIS DOCTORAL

Los dinosaurios de la Cantera del Mas de la Parreta, Morella (Formación Morella, Barremiense superior, Cretácico Inferior): Sistemática, análisis filogenético e implicaciones paleobiogeológicas

Memoria presentada por **José Miguel Gasulla Asensio**
para optar al grado de Doctor por la Universidad Autónoma de Madrid
en el Programa de Doctorado Interuniversitario de Paleontología

2015

Memoria presentada por **José Miguel Gasulla Asensio** para optar al grado de Doctor por la Universidad Autónoma de Madrid bajo la dirección del Dr. **José Luis Sanz García** (Universidad Autónoma de Madrid) y el Dr. **Francisco Ortega Coloma** (Universidad Nacional de Educación a Distancia).

RESUMEN	1
----------------------	----------

CAPÍTULO 1:	
Introducción	5

1.1. Introducción	7
1.1.1. Antecedentes históricos	8
1.1.2. El marco geográfico y geológico	21
1.1.3. Los yacimientos de vertebrados de la Formación Arcillas de Morella	23
1.1.4. Contexto paleoecológico y paleobiogeográfico	37
1.2. Hipótesis y objetivos de la tesis	43
1.3. Referencias	44

CAPÍTULO 2:	
Materiales y métodos	51

2.1. Materiales	53
2.2. Métodos	54
2.3. Abreviaturas anatómicas	56
2.4. Abreviaturas institucionales	57
2.5. Referencias	58

CAPÍTULO 3:

Los yacimientos de la Cantera del Mas

de la Parreta y su fauna no dinosauriana 59

3.1. Los yacimientos del Mas de la Parreta	61
3.1.1. Yacimiento CMP-1	62
3.1.2. Yacimiento CMP-2	63
3.1.3. Yacimiento CMP-3, CMP-3b y CMP-3c	64
3.1.4. Yacimiento CMP-4	66
3.1.5. Yacimiento CMP-5	68
3.1.6. Yacimiento CMP-6	69
3.1.7. Yacimiento CMP-7	70
3.1.8. Yacimiento CMP-8	71
3.1.9. Yacimiento CMP-9	72
3.1.10. Yacimiento CMP-10	73
3.1.11. Yacimiento CMP-11	75
3.1.12. Yacimiento CMP-MS	76
3.1.13. Yacimiento CMP-MS-01	78
3.1.14. Yacimiento CMP-MS-02	79
3.1.15. Yacimiento CMP-MS-03	80
3.1.16. Yacimiento CMP-MS-04	81
3.2. Los vertebrados no dinosaurianos de la Cantera del Mas de la Parreta	84
3.2.1. Peces	84
3.2.2. Anfibios	86
3.2.3. Tortugas	87
3.2.4. Escamosos	88
3.2.5. Cocodrilos	89
3.2.6. Plesiosaurios	90
3.2.7. Pterosaurios	91
3.3. Anexos	95
3.4. Referencias	115

CAPÍTULO 4:

Los dinosaurios de la

Cantera del Mas de la Parreta 119

4.1. Sauropoda	121
4.1.1. Antecedentes en el estudio de Sauropoda en la Formación Arcillas de Morella	121
4.1.2. Saurópodos de la Cantera del Mas de la Parreta	121
4.2. Theropoda	126
4.2.1. Antecedentes en el estudio de Theropoda en la Formación Arcillas de Morella	126
4.2.2. Terópodos de la Cantera del Mas de la Parreta	126
4.2.3. Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España)	138
4.3. Ankylosauria	153
4.3.1. Antecedentes en el estudio de Ankylosauria en la Formación Arcillas de Morella	153
4.3.2. Anquilosaurios de la Cantera del Mas de la Parreta	153
4.3.3. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio <i>Polacanthus</i> Owen, 1865, en el Cretácico Inferior de Morella (Castellón, España)	153
4.4. Ornithopoda	166
4.4.1. Antecedentes. Aproximación a los ornitópodos de la Formación Arcillas de Morella	166
4.4.2. Ornitópodos de la Cantera del Mas de la Parreta	167
4.4.3. Análisis filogenético de los Styracosterna de la Cantera del Mas de la Parreta	261
4.5. Referencias	263
CAPÍTULO 5:	
Conclusiones	269
AGRADECIMIENTOS	273

RESUMEN

El registro fósil de dinosaurios del Cretácico Inferior de Morella y de la comarca de Els Ports es uno de los más abundantes y diversos de la Península Ibérica. Su conocimiento e investigación se remontan hasta el último tercio del siglo XIX, coincidiendo con las primeras citas sobre dinosaurios de España. A partir del año 2000, esta larga tradición investigadora se vio incrementada significativamente con la apertura de la Cantera del Mas de la Parreta, una mina a cielo abierto para la extracción de arcillas rojas de uso cerámico. En dicha Cantera se viene realizando un control paleontológico continuado. Este control ha permitido la recuperación de un notable registro fósil de la paleofauna, especialmente de dinosaurios, presente en la Formación Arcillas de Morella del Barremiense superior, una unidad sedimentaria integrada en la gran cuenca mesozoica del Maestrazgo.

La presente tesis doctoral persigue situar el registro fósil de la Cantera del Mas de la Parreta dentro del marco histórico, geológico y paleontológico de Morella y la comarca de Els Ports. El objetivo principal es determinar la identificación, análisis morfológico y sistemático de los restos de dinosaurios de la Cantera. La fauna dinosauriana está compuesta por saurópodos Titanosauriformes, por terópodos espinosaurios, alosauroides y una forma indeterminada, por el tireóforo *Polacanthus*, y por los ornitópodos estiracosternos *Mantellisaurus*, *Iguanodon* y un nuevo taxón no conocido hasta ahora cercano a ambos. Esta diversidad permite verificar que la Formación Arcillas de Morella comparte taxones con niveles sincrónicos del dominio occidental europeo, formando parte de una unidad paleobiogeográfica denominada “Greater Wealden”.



CAPÍTULO I: Introducción

Figura I.1. Vista de Morella. En mitad de la imagen se aprecian las arcillas rojas del afloramiento de El Beltrán de la Formación Arcillas de Morella.

I.1. INTRODUCCIÓN

El conocimiento y estudio paleontológico de las localidades con fósiles de vertebrados, especialmente dinosaurios, de la Formación Arcillas de Morella (Barremiense superior, Cretácico Inferior) tienen una larga tradición histórica. Las primeras citas datan del último tercio del siglo XIX, coincidiendo con las primeras referencias sobre dinosaurios en el registro fósil de España. Si bien durante todo este tiempo la investigación ha sufrido importantes altibajos, no permitiendo con ello una tradición semejante a las que han disfrutado otros registros comparables europeos o norteamericanos, se han conseguido, en un tiempo razonable, indudables avances en el conocimiento de las faunas cretácicas morellanas. La nueva información permitió que las colecciones fósiles de Morella fueran una referencia obligada del Cretácico Inferior de la península ibérica.

Las aportaciones científicas se han incrementado en los últimos veinte años avanzando en la información, tanto de los dinosaurios como de su entorno biótico. Este fenómeno ha ocurrido también en el resto del registro ibérico con la creación de grupos estables de trabajo, ligados a varios departamentos universitarios y museos (Ortega *et al.* 2006). En el caso del estudio del registro fósil morellano, su desarrollo fue potenciado por la apertura en el año 2000 de la Cantera del Mas de la Parreta. La importante actividad minera, con la extracción de millones de toneladas de arcilla y el control paleontológico permanente de dicha extracción, han permitido recuperar una gran cantidad de restos fósiles que ha incrementado exponencialmente el registro de Morella.

El estudio de la Formación Arcillas de Morella en la Cantera del Mas de la Parreta, tanto en aspectos geológicos como paleobiológicos, ha sido complementado por el de otras localidades (yacimientos tradicionales de Morella, yacimiento Ana de Cincorres o yacimiento de Sant Antoni de la Vespa de Morella). En esta tarea han participado más de veinte especialistas en Geología y Paleontología de varios grupos de investigación mesozoica que trabajan en la península ibérica, dirigidos por la Universidad Autónoma de Madrid (UAM) y la Universidad Nacional de Educación a Distancia (UNED). La colaboración científica de estos grupos ha permitido la generación de esta tesis doctoral, parte de la tesis de Adán Pérez y dos trabajos de investigación de doctorado (José Miguel Gasulla y Ana Jonquera). Además, una tesis de licenciatura (Desiré Gàmez) y varios artículos científicos, algunos de ellos publicados en revistas de calidad contrastada (PLOS ONE, Cretaceous Research, Acta Palaeontologica Polonica, Ameghiniana). Finalmente, se ha participado ampliamente en congresos nacionales e internacionales a través de conferencias, comunicaciones o postres y se han realizado diversos cursos y jornadas paleontológicas.

Tanto la producción científica, como la recuperación de unos 4.500 restos fósiles en los 15 yacimientos localizados hasta el momento, ponen de manifiesto la importancia que han adquirido los hallazgos de la cantera. Además del registro de vertebrados, se conoce actualmente una alta diversidad de restos vegetales, entre los que destacan cutículas, troncos carbonizados, helechos y ámbar. En cuanto a la diversidad faunística, se conocen desde restos de invertebrados hasta elementos craneales, postcraneales, dermatoesquéticos, dientes y coprolitos de diversos vertebrados, especialmente de dinosaurios.

El objetivo de esta tesis doctoral es el estudio del registro fósil aportado por la cantera, poniendo especial énfasis, entre los 24 tipos de vertebrados diferentes localizados, en los dinosaurios. El resto de grupos así como determinadas implicaciones paleobiológicas también forman parte de este estudio. Finalmente, es de destacar que, después de 143 años de investigación cretácica en Morella, se han descrito recientemente las primeras nuevas especies de vertebrados en el registro fósil mesozoico de Castellón.

I.1.1. ANTECEDENTES HISTORICOS

Los inicios

El origen de la historia de la dinosauriología española está muy ligado a la comarca de Els Ports (Castellón) desde que, en la segunda mitad del siglo XIX, el hallazgo de restos fósiles recogidos en los alrededores de Morella formasen parte de la primera referencia a la presencia de dinosaurios en España (Vilanova, 1872).

Sin embargo, pueden rastrearse algunas referencias menos explícitas desde épocas más tempranas, en las que determinados autores malinterpretan restos que muy probablemente pertenecieron a dinosaurios y de los que nada ha llegado a nuestros días. La mayor parte de los primeros cronistas e historiadores, como los valencianos Gaspar Juan Escolano (1560-1619), Vicente Mares (1633-1695), Francisco Oliet (1812-1892) o José Segura y Barreda (1815-1888), proceden del mundo eclesiástico y habitualmente dejan la impronta religiosa en todas sus obras. Entre los episodios generalmente considerados como ciertos en estas crónicas, uno de los que presentan detalles más controvertidos es el del Diluvio Universal. En 1868, el historiador morellano José Segura y Barreda (Fig. 1.2), en su obra *Morella y sus aldeas*, se muestra escéptico sobre la presencia de seres humanos en la península ibérica antes del Diluvio, como parecen apoyar otros historiadores previos. Indirectamente, la argumentación a favor de su tesis facilita una cita que puede interpretarse como la primera referencia a restos de dinosaurios en España.



Figura 1.2. José Segura Barreda. Historiador local.

Segura recopila y critica una parte del texto del libro de Vicente Mares publicado en 1681, *La Fenix Troyana. Epitome de varias, y selectas historias, assi Divinas, como Humanas: Breve resumen de la poblacion del universo. Noticia, y descripcion de toda la tierra. Succinta fundacion de los lugares mas famosos de España, con la succession de quantos Principes la han dominado; y deleytoso lardin de Valencianos*. En este ensayo, Mares titula al Libro Primero “De la población del Universo desde el principio del mundo hasta el Diluvio”. En el capítulo 6, llamado “Es muy verosímil que Adan y Eva estuviesen en España y en los montes de Chelva”, considera que el lugar que eligieron los primeros padres para sustituir al Paraíso, del cual habían sido expulsados, se encuentra en la localidad valenciana de Chelva. Aunque había mucha distancia entre el Paraíso y esta localidad, el autor hace notar que nuestros primeros padres eran mucho más grandes, y por ello no tuvieron problemas para trasladarse. Pone varios ejemplos de gigantes de varios lugares (Palestina, Creta, Sicilia) para continuar diciendo: *Y en mis tiempos, en la Yesa, a dos leguas de Chelva, se halló un sepulcro que, acomodando los huesos, cada uno en su puesto, tenía 20 palmos de largo. Y doce años hará que*

en Chelva, en la partida de la Torrecilla, se halló otro mucho mayor de estatura, del más agigantado hombre de nuestros tiempos, y en la Villa de Alpuente por los años 1671 hallaron otro de la misma forma (Fig. 1.3). En los

afloramientos mesozoicos alrededor de Chelva se conocen en la actualidad huesos de reptiles mesozoicos (Pérez García et al., 2009b) que bien pudieron ser interpretados por Vicente Mares como huesos de gigantes. Los gigantes de Chelva, descubiertos ya en 1669 o incluso antes, constituirían la primera referencia indirecta conocida a restos de dinosaurios en España. Esta cita se produce muy cercana en el tiempo a la celebre primera ilustración de restos de un dinosaurio publicada por Robert Plot (1677), que también fue atribuido a un gigante.

Discrepando de la existencia de gigantes, casi dos siglos después, José Segura y Barreda (1868) afirma que *“Nosotros hemos tenido en nuestras manos algunos huesos disformes, encontrados alrededor de Morella en estado de fosilización, no puede ser de alguna especie conocida en nuestros tiempos, pero no diremos que son de gigante, por que sabido es, que el Diluvio hizo desaparecer animales, ahora desconocidos”*. Para afianzar su posicionamiento añade una nota a pie de página en la que indica: *“Nuestro apreciable amigo D. Nicolas Ferrer y Julve, catedrático en medicina de la Universidad de Valencia, encontró en Agosto de 1868 algunos huesos disformes en las cercanías de Morella, que conservaban no solo la figura exterior, sino hasta la médula fosilizada”*.

El hecho de desconocer la procedencia taxonómica de los restos encontrados, motivó que Ferrer y Julve buscara asesoría con el fin de averiguar su origen y, para ello recurrió al investigador valenciano Juan Vilanova y Piera (1821-1883), primer catedrático de Geología y Paleontología de la Universidad Central de Madrid (Fig. 1.4). Vilanova constató la importancia del material encontrado y lo atribuyó a reptiles cretácicos. Esta conclusión fue publicada por primera vez en su libro *Compendio de Geología en 1872*: *“Para concluir, debo mencionar el hallazgo hecho tres años há por D. Nicolás Ferrer, y confirmado más tarde por mí, de varios restos de un reptil colosal al pié de la colina llamada Benigania, junto á los muros mismos de Morella. Tambien poseo dos huesos largos, que probablemente pertenecen al Ignanodon (sic) Mantelli que, procedentes de Utrillas, me mandó hace poco el distinguido médico de Montalban D. Jerónimo Balduque. Quizás sean estos los únicos huesos de reptiles cretáceos hasta el presente encontrados en la Península, razon que me ha movido á dar estas noticias”* (Vilanova, 1972). Un año más tarde Vilanova (1873) comunicó estos hallazgos a la Real Sociedad Española de Historia Natural, añadiendo que estaban en su poder y que podrían pertenecer a *Iguanodon*. Vilanova reiterará esta primera referencia explícita a los dinosaurios españoles en algunos textos posteriores (Vilanova, 1878).

Además de los huesos de dinosaurios, en la misma época, Vilanova recolecta en Morella (en la *“senda desde Chert”*) el primer caparazón de tortuga cretácica hallado en la Península Ibérica (Pérez García y Ortega, 2009). Gran parte de este material, tanto donado en vida como en una compra póstuma de su colección, fue depositado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, lugar en el que se encuentra aún en parte.

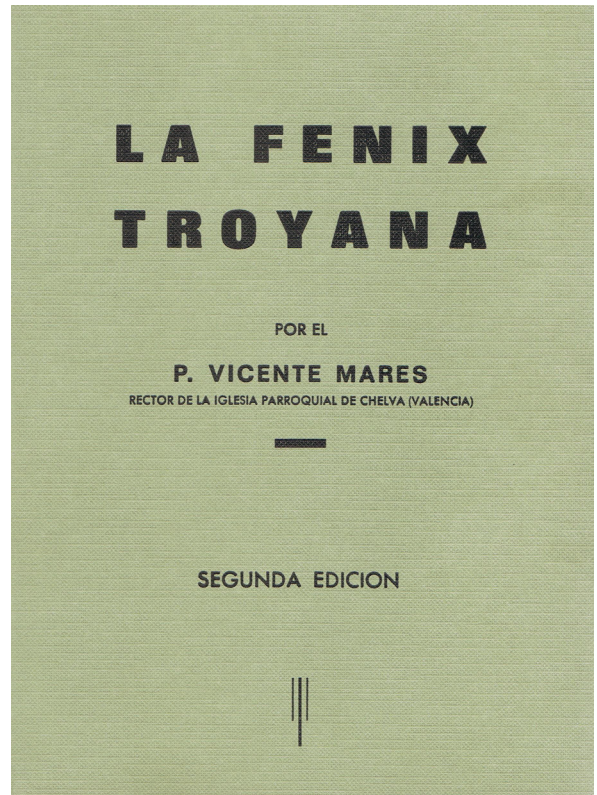


Figura 1.3. Portada de del libro *La Fénix Troyana* (1681) de Vicente Mares. Edición de 1931.

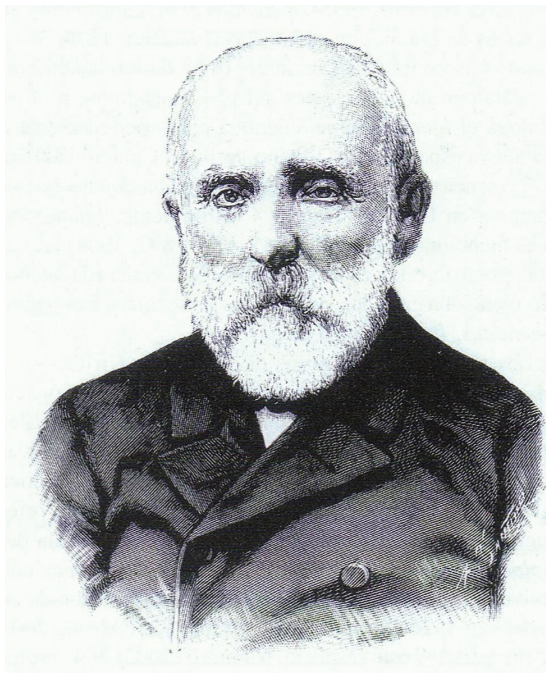


Figura 1.4. Juan Vilanova y Piera (1821-1883). Investigador valenciano y catedrático de Paleontología de la Universidad de Madrid.

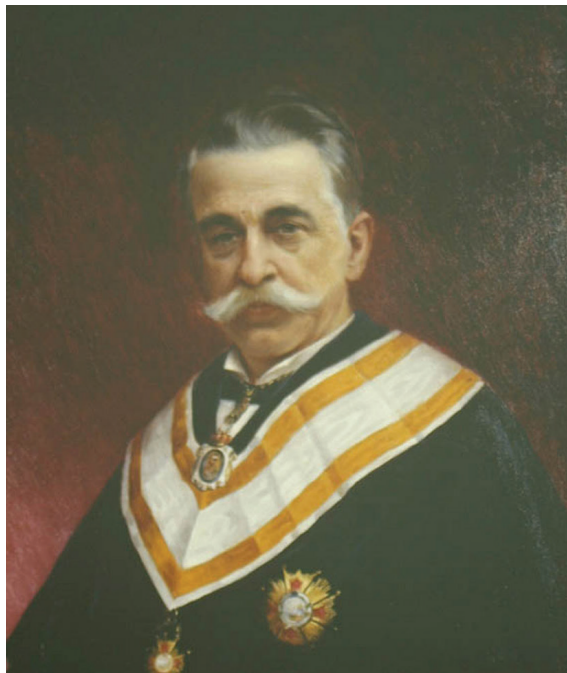


Figura 1.5. Nicolas Ferrer y Julve (1839-1901). Naturalista y médico turolense. Catedrático de Medicina, decano de Medicina y rector de la Universidad de Valencia.

Nicolás Ferrer y Julve (1839-1901) frecuentó la comarca de Els Ports en su actividad investigadora ya que era original de la cercana localidad turolense de Mirambel (Fig. 1.5). Realizó numerosos trabajos de campo, tanto arqueológicos como paleontológicos. En 1877, Ferrer redacta un Catálogo de fósiles de Morella para, tal vez, una exposición en la ciudad de Valencia. El documento está compuesto por una pequeña explicación de la riqueza de fósiles que se localizan en Morella y de un catálogo con las distintas especies recolectadas y su localidad de origen.

En la parte de la explicación destaca un gran fémur que muy probablemente pertenecería a un dinosaurio: *“Mas debe hacer presente el espositor, que por el tamaño y el peso, tiene el sentimiento de no poder presentar un femur colosal, gigantesco, encontrado por él mismo en la Benigania, inmediaciones de Morella, a 800 metros sobre el nivel del mar, en medio de bancos de arcillas irisadas y debajo de capas cuarteadas de caliza, restos tal vez de algún gran saurio antediluviano, por cuyo hueso, perfectamente conservado y regalado al Museo de Historia Natural de la Universidad de Valencia, podria deducirse la organización del animal á que perteneció”* (Ferrer y Julve, 1877).

Lamentablemente, en 1932, un gran incendio arrasó parte del edificio de la Facultad de Ciencias de la Universidad Literaria de Valencia en el que estaban depositadas las colecciones de mineralogía y paleontología del Museo de Historia Natural. Se supone que el fuego destruyó completamente estas colecciones, incluido el fémur donado por Ferrer y Julve.

Sin embargo, en contra de lo que se ha pensado hasta el momento, probablemente la información sobre el enorme fémur de Ferrer y Julve no esté del todo perdida. En la década de 1920, el paleontólogo castellonense José Royo y Gómez revisó las colecciones del Museo de Historia Natural de la Universidad de Valencia reconociendo únicamente un ejemplar que coincide con la descripción de Ferrer y Julve: los extremos proximal y distal de un gran fémur procedente



Figura 1.6. Réplica del fémur de terópodo de la antigua colección de la Facultad de Ciencias de la Universidad Literaria de Valencia

de El Beltrán (Morella) y que atribuye al dinosaurio terópodo *Megalosaurus*. Si el ejemplar donado por Ferrer es realmente el hueso revisado por Royo, se establecerían varias relaciones interesantes. Primero, el emplazamiento, actualmente desconocido, de la localidad de Benigania, se correspondería probablemente con la clásica localidad de El Beltrán.

Además, en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid se conservan réplicas en escayola, realizadas antes del incendio, tanto del extremo distal como proximal del ejemplar revisado por Royo y Gómez e incluso una reconstrucción del hueso completo (Pérez García *et al.*, 2009b) (Fig. 1.6). Por último, si la relación entre estos restos es correcta, el ejemplar de Ferrer pertenecería a uno de los grandes dinosaurios carnívoros de los que actualmente se conocen abundantes restos en la Formación Morella.

José Royo y Gómez y la crisis de la posguerra

Tras las referencias de Ferrer y Julve, no se tiene constancia sobre investigación paleontológica de dinosaurios en Els Ports hasta la segunda década del siglo XX. Es en ese momento cuando surge la figura de José Royo y Gómez (1895-1961) que centró buena parte de su labor científica en el estudio específico de los dinosaurios y otros reptiles del Mesozoico, como los cocodrilos y tortugas (Pérez García *et al.*, 2009b).

Royo y Gómez nació en Castellón de la Plana (como actualmente recuerda una placa en la calle O'Donell) y realizó sus estudios universitarios en la Universidad Central de Madrid (Fig. 1.7). Desde 1914 hasta finales de la década de 1930 dedicó gran parte de su trabajo a interpretar las faunas de vertebrados “weáldicos” de Morella, prestando especial atención a los dinosaurios (Pérez García *et al.*, 2009b). Político republicano activo, tras la Guerra Civil tuvo que exiliarse, primero en Francia, a la que llegó en el mismo grupo que los hermanos Machado y después en Colombia, donde continuó su labor académica y científica en la Universidad y el Museo Geológico de Bogotá. Más tarde, se trasladó a Venezuela donde, hasta su fallecimiento, estuvo ligado a la Universidad Central y al Museo Geológico de Caracas, que actualmente lleva su nombre. La capacidad de trabajo de Royo y Gómez ha quedado reflejada no sólo en su producción como

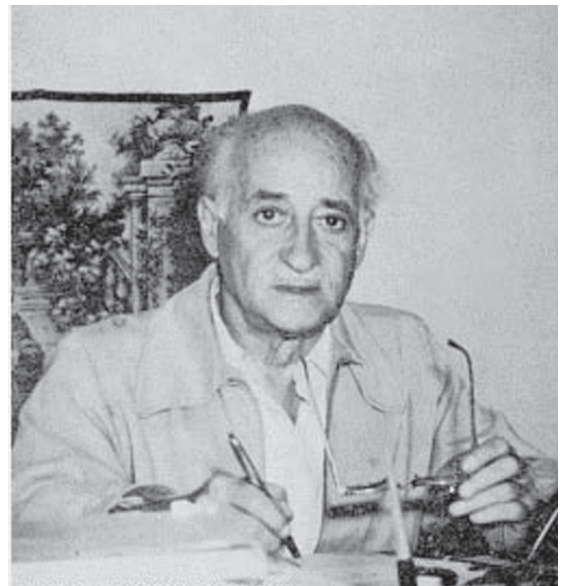


Figura 1.7. Jose Royo y Gómez (1895-1961) Paleontólogo y político castellonense.

investigador, como muestran los comentarios que provoca en su discípulo, colega y amigo Vicente Sos Baynat (1895-1992): “*un científico de máxima dimensión. Trabajador incansable. Paleontólogo completo (...) La más alta personalidad científica castellanense del período comprendido desde el 1940 hasta el 1962*” (Sos Baynat, 1987) Otros colegas, más informalmente, tildan a Royo de “*el hacha de la paleontología*” (Bolívar y Urrutia, 1930).

El primer descubrimiento de un hueso de dinosaurio por parte de José Royo y Gómez consiste en un fragmento de una costilla encontrado en 1914, en El Beltrán (Morella) (Royo y Gómez, 1926a; 1926b). Este lugar, como ya se ha comentado, probablemente es el mismo en el que se habían recogido los restos de dinosaurios identificados hasta esa fecha. El paraje se va a convertir, como veremos, en una referencia constante de la paleontología de vertebrados de la comarca (Fig. 1.8) . Pocos años después, en el mismo lugar, el catedrático de Biología de la Facultad de Ciencias de Valencia, Francisco Beltrán Bigorra (1886-1962), recoge, junto con sus alumnos, abundantes restos de varios vertebrados mesozoicos, entre los que, de nuevo, se reconoce material asignable a *Iguanodon* (Beltrán, 1918; Royo y Gómez, 1918). A partir de este descubrimiento, Royo y Gómez comienza a estudiar de forma más exhaustiva lo que él denomina vertebrados mesozoicos del Levante Peninsular, prestando especial atención al registro de El Beltrán, siguiendo las márgenes del río Bergantes hasta la Fábrica de Giner.

En verano de 1919, Royo y Gómez visita estos afloramientos localizando otros cercanos donde recolecta abundantes restos óseos de peces, cocodrilos y dinosaurios (Royo y Gómez, 1921; 1926a; 1926b).



Figura 1.8. El Beltrán (Morella). Tras las casas se aprecia el afloramiento de la Formación Arcillas de Morella. Archivo Pascual, Ayuntamiento de Morella.

En octubre de 1920, Royo y Gómez informa sobre sus investigaciones sobre el “Weald” de la provincia de Castellón (Royo y Gómez, 1920a), presentando el trabajo *Los yacimientos wealdicos del Maestrazgo*, en el que, mediante criterios estratigráficos y faunísticos, confirma la pertenencia de los huesos de reptiles al “Weald” y propone un primer listado faunístico del Cretácico de Morella. Reconoce peces, cocodrilos y dinosaurios, asignando estos últimos a “*Iguanodon talla Mantelli*” (Royo y Gómez, 1920b). De estos trabajos, concluye que los yacimientos de vertebrados se produjeron por acarreo fluvial, por lo que considera muy difícil encontrar esqueletos completos. Al año siguiente cita la presencia de otro dinosaurio en Morella, *Megalosaurus*, y apunta la similitud entre esta fauna de vertebrados y la presente en otros registros mejor conocidos en Gran Bretaña, Bélgica y Alemania (Royo y Gómez, 1921).

En verano de 1922, se encuentran abundantes huesos de dinosaurios (Royo y Gómez, 1926a; 1926b) entre el material extraído de una trinchera que estaba siendo utilizado para el relleno de los estribos del puente que atraviesa el río Bergantes en la carretera que une Morella con Cincorres (Fig. 1.9). Los Padres Escolapios del Colegio de Morella, tras recoger algunos de estos restos, avisan a Royo y Gómez que se desplaza hasta la localidad para recuperar algunos ejemplares.

Desde que Royo y Gómez encuentra el primer hueso de dinosaurio, hasta 1924, sus estudios se realizan en condiciones precarias, ya que no cuenta con material de comparación ni apenas bibliografía. Para solucionar este problema recibe una pensión de la Junta para la Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas entre noviembre de 1924 y febrero de 1925. De esta manera, puede comparar la fauna de vertebrados “wealdicos” españoles con los depositados en diversas instituciones de Francia, Suiza, Alemania y Bélgica (Royo y Gómez, 1925).

A partir de estos análisis, el paleontólogo castellonense considera que la fauna de dinosaurios española es endémica, proponiendo que resulta muy diferente a la de las localidades europeas observadas, con la posible salvedad del registro británico, que aún no conoce de primera mano. Royo y Gómez concluye que el registro “wealdico” español está integrado por tres tipos de dinosaurios, el terópodo *Megalosaurus*, un saurópodo de tamaño similar al del *Diplodocus*, que podría ser *Cetiosaurus*, y un ornitópodo, que considera semejante a *Iguanodon* o a *Trachodon*, pero asegurando que no pertenece a ninguno de estos géneros. También reconoce tres géneros de cocodrilos y tres de peces (Royo y Gómez, 1925).

En 1926, Royo y Gómez publica varios trabajos centrados en el estudio de los reptiles “wealdicos” españoles, recopilando toda la información disponible y aportando nuevos datos. Publica, con claro fin divulgativo, *Los descubrimientos de reptiles gigantes de Levante* (Royo y Gómez, 1926b), en el que, ayudado por ilustraciones de dinosaurios, se presentan los principales

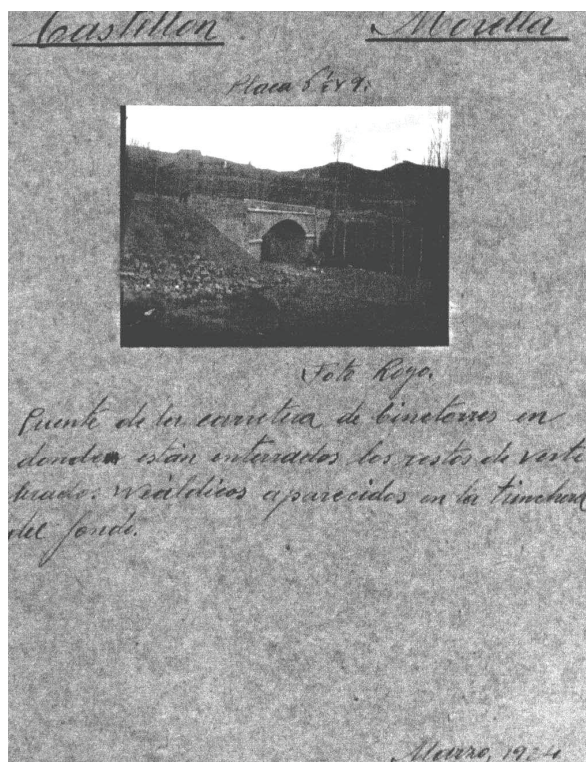


Figura 1.9. Fotografía del puente de Cincorres por Royo. Nota manuscrita del autor denunciando la utilización de restos fósiles en la construcción del puente. 1924. MNCN.

grupos y se muestran sus diferencias, poniendo ejemplos de cada uno de ellos. Además, se relata la historia y el estado de conocimiento sobre los descubrimientos realizados en el levante Peninsular. En este momento, Royo y Gómez confirma la asignación del saurópodo de Levante al género *Cetiosaurus*. Parte de estos conocimientos son difundidos en el Congreso Geológico Internacional de Madrid de ese mismo año. Además, también en 1926, concreta más el listado faunístico del “wealdico” peninsular, mostrando algunas conclusiones previas de un estudio más exhaustivo que está realizando. Entre los dinosaurios distingue dos ornitópodos, el citado previamente y uno probablemente nuevo, de menor tamaño, procedente de Utrillas (Teruel) (Royo y Gómez, 1926a; 1926b).

Entre mayo y junio de 1927 realiza otro viaje de estudios por Francia e Inglaterra. Con las anotaciones tomadas en estas instituciones y la revisión realizada, propone un nuevo listado faunístico, concluyendo que los vertebrados mesozoicos españoles, en especial los dinosaurios, son muy diferentes a los del resto de Europa (Royo y Gómez, 1927b). Los dinosaurios que identifica son “*un gran Saurópodo y un Terópodo (Megalosaurus cfr. dunkeri) del Purbequiense y un Saurópodo (Cetiosaurus sp. n.), un Estegosáurido gigantesco, un Ornitópodo de la talla de Iguanodon mantelli y dos Terópodos (uno de talla de Megalosaurus buklandi y otro muy pequeño) del Wealdico*” (Royo y Gómez, 1927a). Concretamente, en Morella reconoce una nueva especie de saurópodo (*Cetiosaurus sp. nov.*), un estegosáurido de gran tamaño, un ornitópodo de la talla de *Iguanodon mantelli* y un terópodo de la talla de *Megalosaurus buklandi*. Además, en esta localidad identifica cuatro taxones de cocodrilos (*Goniopholis sp. nov.*, *Suchosaurus cultridens*, *Theriosuchus sp. nov.* y *Heterosuchus?*) y la tortuga *Tretosternon punctatum* (Royo y Gómez, 1927b).

Aunque tras exponer estos resultados Royo y Gómez no realizó más publicaciones sobre la fauna “wealdica” española, siguió recolectando ejemplares y clasificándolos hasta el final de la Guerra Civil (Fig. 1.10). El objetivo de numerosas excursiones realizadas durante esos años fue la creación de colecciones de historia natural destinadas a centros de enseñanza. En muchas de ellas Royo y Gómez participó de forma muy activa, junto con el personal del Museo Nacional de Ciencias Naturales. En estas excursiones también se recogieron ejemplares interesantes para el Museo, lo que permitió descubrir nuevos afloramientos y conocer mejor algunos de los reconocidos previamente. Por otra parte en esta etapa, las donaciones de fósiles de vertebrados de la comarca de Els Ports a Royo son comunes, como las efectuadas por los Padres Escolapios de Morella o los maestros nacionales de Vallibona y de Cinctorres.

Como hiciera años antes Vilanova, Royo y Gómez depositó los fósiles utilizados para sus trabajos de investigación en el Museo Nacional de Ciencias Naturales y la mayoría de los ejemplares que empleó en sus estudios continúan actualmente formando parte de sus fondos (Perez García et al., 2009b).

La posguerra conllevó la paralización de la investigación sobre paleontología de vertebrados en la comarca. Durante tres décadas tan sólo se producen algunas referencias a restos aislados por parte del investigador francés Albert F. de Lapparent. De nuevo, la localidad es El Beltrán, en la que se cita un fragmento de hueso y tres dientes de *Iguanodon*, un hueso de saurópodo, dientes de cocodrilos, placas de tortugas y numerosos dientes de peces (Lapparent, 1966).

En la década de 1970 la dedicación de un aficionado local, Francisco Yeste, junto con algunos colaboradores, como el investigador heterodoxo vasco Unai Periañez, permiten descubrir nuevos materiales, tanto en El Beltrán como en otras nuevas localidades.

En 1977, esta actividad local se ve reflejada en la prensa nacional que, de nuevo, recoge noticias sobre el hallazgo de huesos de dinosaurios en Morella. Eugenio Ortiz, entonces director del Museo Nacional de Ciencias Naturales, comisionó a un becario del Instituto Lucas Mallada del CSIC (José Luis Sanz) para evaluar la posibilidad de que el MNCN pudiera participar en un proyecto sobre dinosaurios en Morella. Las negociaciones de Sanz y la geóloga Margarita

Cuevas con Unai Periañez, Francisco Yeste y el Ayuntamiento de Morella, fueron finalmente infructuosas aunque no exentas de buenas intenciones.



Figura 1.10. Jose Royo y Gómez en el balcón del Ayuntamiento de Morella (primero por la izquierda) con otros políticos, como el alcalde Matías Sangüesa (primero por la derecha).

La Paleontología a finales del siglo XX

Poco tiempo después de este primer intento por racionalizar la investigación paleontológica, el Ayuntamiento de Morella consiguió la colaboración de tres instituciones científicas, el Instituto de Paleontología Miquel Crusafont de Sabadell con los paleontólogos Maria Lourdes Casanovas y José Vicente Santafé, la Universidad Autónoma de Madrid con el paleontólogo José Luis Sanz y el Museo del Seminario Conciliar de Barcelona con el geólogo Sebastián Calzada. Fruto de esta racionalización investigadora se realizan diferentes campañas de excavaciones en diferentes yacimientos (Santafé, 1978; Santafé y Casanovas, 1979 y Santafé *et al.*, 1979) y el estudio y publicación de los fósiles de dinosaurios de especial relevancia. Así, se publica la primera monografía sobre dinosaurios de España realizada por investigadores españoles (Santafé *et al.*, 1982a) (Fig. 1.11) y una notificación a nivel internacional sobre restos de dinosaurios (Sanz *et al.*, 1983).

La monografía significó una primera definición geológica amplia de la Formación Arcillas de Morella (denominada entonces Capas Rojas). También permitió establecer una serie de consideraciones tafonómicas y paleoecológicas, así como la determinación de un conjunto faunístico



Figura 1.11. Portadas de la monografía y libro divulgativo de los dinosaurios de Morella (Santafé, Casanovas, Sanz y Calzada, 1982). Morella y su fauna fósil reedición de 1994.

de dinosaurios compuesto por dos terópodos (Coelurosauridae indet. y Megalosauridae indet.), un saurópodo (Brachiosauridae indet.), un anquilosaurio (?Nodosauridae indet.) y un ornitópodo (*Iguanodon bernissartensis*) (Sanz et al., 1982). Junto a la monografía los autores también publicaron un libro de carácter divulgativo (Santafé et al., 1982b). En 1983 los tres paleontólogos citados presentaron una publicación sobre restos del dinosaurio ornitópodo *Hypsilophodon*. Se trataba de un conjunto de metatarsales y falanges localizados en el yacimiento de la Tejería Milián. Las características de los restos permitieron a los autores proponer al hipsilofodóntido de Morella como *Hypsilophodon* sp., probablemente *H. foxii* (Sanz et al., 1983).

Tras este comienzo, la investigación paleontológica morellana de los vertebrados mesozoicos, especialmente dinosaurios, volvió de nuevo a ralentizarse, e incluso a paralizarse hasta casi el final del siglo XX. Aunque no hubo una relación directa importante con los trabajos paleontológicos de campo, sin embargo la realización del Museo “Temps de Dinosaurios” en 1994 permitió reactivar el interés por el registro fósil de Morella (Fig. 1.12). En primer lugar consiguió reagrupar una parte de la colección fósil y con ello mejorar su preservación. Además, permitió aumentar la oferta cultural de una población turística como Morella y evidenció que los dinosaurios poseen una fuerte

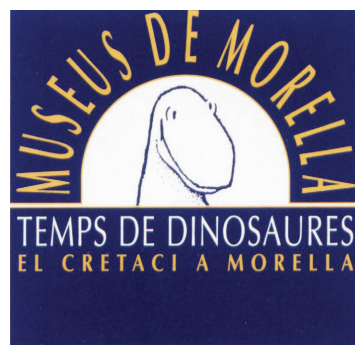


Figura 1.12. Anagrama del Museo Temps de Dinosaurios.

atracción en la sociedad. Por último, provocó la creación de una asociación “Amics de la Paleontologia de Morella” para encauzar actividades paralelas como jornadas de difusión de temas paleontológicos o salidas de campo para prospectar e identificar yacimientos o apoyo a la realización de exposiciones itinerantes.

En 1997 un descubrimiento casual permitió la identificación del yacimiento paleoicnológico de Vallivana, siendo la primera evidencia de este tipo en el registro fósil morellano. El yacimiento está incluido dentro de una potente serie de calizas lacustres “neocomienses” ricas en restos de carofitas dentro de la Formación de Els Mangraners. La flora de carofitas ha permitido situar el afloramiento dentro de la biozona Steinhauseri, por lo que su edad estaría situada entre el Valanginiense inferior y el Hauteriviense superior (Salas *et al.*, 2003). El conjunto de huellas se encuentra sobre la superficie de una placa calcárea gris, con un pronunciado buzamiento de dirección sudeste. Contiene un rastro compuesto por cuatro icnitas y varias icnitas aisladas, todas tridáctilas mesaxónicas, largas y estrechas, con dígitos relativamente largos, estilizados y con la zona distal acuminada. Los caracteres de las icnitas permiten identificarlas como producto de dinosaurios terópodos de talla media (Fig. 1.13). En 2003 se procedió a ampliar la zona de estudio del yacimiento. La nueva zona descubierta presenta una alta densidad icnológica y, en muchos de los casos, las huellas se encuentran incompletas debido a una intensa superposición que hace difícil la delimitación de los contornos y la identificación de las mismas. Se trata de un claro ejemplo de dinoturbación de intensidad media (Moratalla *et al.*, 2003).



Figura 1.13. Yacimiento paleoicnológico de Vallivana (Morella). Rastro de terópodo,

En 1998 se describió un gran fragmento de húmero derecho de un iguanodóntido, descubierto en la zona de El Povet-Mas de Romeu, uno de los yacimientos clásicos del registro morellano. El material fue asignado a *Iguanodon* sp. y depositado en el Centre de Natura El Termet de la población de Vila-real (Ruiz-Omeñaca y Santos-Cubedo, 1998).

La Paleontología del siglo XXI

Probablemente uno de los momentos más trascendentes para la Paleontología de Morella se produjo en el año 2000 con la puesta en funcionamiento de la cantera del Mas de la Parreta, por parte de la empresa Arcillas Vega del Moll, S.A. Se trataba de una cantera de arcillas para abastecer la industria cerámica, un sector económico de gran importancia para la provincia de Castellón.

Las arcillas rojas que afloran en distinto puntos del término de Morella, y de otras localidades de la comarca de Els Ports, fueron tradicionalmente utilizadas para fabricar ladrillos y tejas y algunos recipientes cerámicos. Desde mediados del siglo XX, estas arcillas se intentaron utilizar de forma industrial (con la Tejería Milián desde los años 40 o la empresa cerámica Azuvi de Vila-real hacia los años 70). Esta explotación produjo también la aparición de restos fósiles ligados a

las arcillas, pero en la mayor parte de los casos acabaron perdiéndose por la falta de un modelo adecuado de vigilancia e investigación. Para evitar la desaparición de fósiles en la cantera de la Parreta, se reguló un control paleontológico permanente desde el inicio de la extracción, que aún continúa en la actualidad. Este control, con una dirección técnica de campo, ha contado con el soporte y supervisión de la Unidad de Paleontología de la Universidad Autónoma de Madrid (UAM), dirigido por José Luis Sanz y Francisco Ortega. Posteriormente, también se ha integrado en esta supervisión la Universidad Nacional de Educación a Distancia (UNED). La conjunción de equipos multidisciplinares con la aplicación de normativas de gestión ha permitido compatibilizar de forma óptima la explotación industrial con la protección del patrimonio. Los resultados han sido altamente positivos, como se verá más adelante, habiéndose incrementado el registro fósil de Morella de forma extraordinaria. Por otra parte, los óptimos resultados obtenidos han permitido implantar esta estrategia en otras zonas de estudio y explotación (extracción de arcillas en la cantera Azuvi de Morella).

Desde el año 2002, otro punto paleontológico importante de la comarca es el yacimiento Ana en la población de Cincorres. Las campañas de excavación de este yacimiento fueron realizadas por un equipo de investigadores del Institut Català de Paleontologia (ICP), de la Universidad de Valencia y por el Grupo Guix de Vila-real, encabezados por el paleontólogo Andrés Santos-Cubedo. Las diversas campañas han aportado abundantes restos fósiles, principalmente de vertebrados, destacando varios taxones de dinosaurios.

En el 2005, el éxito del recurso paleontológico como medio para la obtención de un cierto reconocimiento en la protección del patrimonio natural fue el factor que motivó a la empresa RENOMAR, constructora de los parques eólicos de la comarca, para la financiación de una excavación paleontológica. Estos trabajos se realizaron en el paraje de Sant Antoni de la Vespa con la codirección del ICP y de la UAM. Los resultados de esta intervención fueron muy buenos, lo cual motivó la entrada en el proyecto de la entidad Castelló Cultural, dependiente de la Generalitat Valenciana. En el año 2008 se realizó una segunda campaña de excavación con un gran impacto periodístico. En Sant Antoni de la Vespa se han localizado elementos esqueléticos de al menos tres dinosaurios saurópodos, en algunos casos fueron hallados en articulación, sobre todo determinados elementos axiales y apendiculares.

Además de los yacimientos citados, en la comarca también se han realizado otros trabajos de investigación. Así, se ha prospectado en diversas localidades (Santos-Cubedo *et al.*, 2003) o se han podido estudiar algunos materiales fósiles localizados en las décadas de 1970 y 1980, como es el caso de algunos restos de vertebrados de la colección museográfica de Juan Cano Forner, situada en la población de San Mateo, aunque el origen de los fósiles es de Vallibona (Gómez-Fernández *et al.*, 2007).

Durante aquellos años, el crecimiento de la Paleontología de campo generó además el aumento y diversidad de actividades asociadas, desde la investigación científica hasta actividades de carácter divulgativo (Fig. 1.14). Los resultados de la investigación científica se han visto reflejados en la publicación de trabajos en diversos formatos de texto (revistas, libros, poster, etc.) por los tres grupos de investigación que han trabajado en la comarca de Els Ports. La realización de reuniones científicas en la comarca ha permitido un mayor y mejor conocimiento del registro fósil, y así son destacables: las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología que se celebraron en Morella del 16 al 18 de octubre del 2003 y que dieron como resultado la publicación de un número extraordinario de la Revista Española de Paleontología en 2005; el IX Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP) también se celebró en Morella del 11 al 14 de mayo de 2011 y con las contribuciones defendidas por los investigadores participantes se publicó el libro *Viajando a mundos pretéritos*; la 51 Sesión Científica de la Sociedad Geológica de España tuvo su sede en la población de Cincorres del 25 al 26 de noviembre de 2011 y contó con una sesión monográfica sobre el “Mesozoico de la Cordillera Ibérica”.



Figura 1.14. Participantes en el IX Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP, 2011).

La actividad paleontológica también ha activado los recursos museográficos con objetivos de dinamización cultural, actualización de los contenidos y compatibilidad y simultaneidad de los usos divulgativos, expositivos e investigadores. Desde 2004 se fue gestando el proyecto MUDIM (Museo Dinomanía de Morella), que tuvo su punto más cercano a la realidad en octubre de 2006 con la presentación del proyecto en la colonia fabril de la Fábrica de Giner y en el 2007 en las Jornadas de Paleontología de Salas de los Infantes (Gasulla *et al.*, 2007b). Este proyecto consistía en la rehabilitación de del espacio industrial antes mencionado para la ubicación de un complejo museográfico específicamente paleontológico (Fig. 1.15) .Al proyecto arquitectónico de Carlos Lacalle se unía el contenido paleontológico desarrollado por los paleontólogos Andrés Santos del grupo Guix, José Miguel Gasulla y José Luis Sanz de la UAM y Francisco Ortega de la UNED. El soporte institucional correspondía a Castelló Cultural (Generalitat Valenciana), con la colaboración de la Fundación Blasco de Alagón y la Diputación de Castellón, inicialmente impulsora del proyecto. La Fabrica Giner alojó durante cierto tiempo la exposición “Una visión del pasado desde el futuro” que mostraba las líneas maestras del MUDIM. Esta exposición dio paso a otras más amplias, en 2009, “Dinosaurios, lagartos terriblemente grandes” y en 2010, “Carbó i Dinosaurians”. Poco a poco el proyecto fue languideciendo hasta desaparecer de la agenda política.

Por otra parte, el Ayuntamiento de Morella promovió el traslado y actualización del museo “Temps de Dinosaurians”, en el año 2006, el museo cambió las torres de San Miguel por la capilla de la Comunió de la antigua iglesia de San Miguel. El equipo de la UAM (José Luís Sanz, Francisco

Ortega y José Miguel Gasulla) renovó los contenidos y actualizó la información (Fig. I.16). También el Ayuntamiento de Cincorres puso en valor su patrimonio paleontológico afianzando la colección museográfica con la creación, en 2007, de una exposición “Ana, un jaciment viu”, cuyo comisario fue el paleontólogo Andrés Santos-Cubedo. La exposición se emplazó en el edificio Palau dels Santjoans, perteneciente a la Diputació de Castellón. Además, se realizó una adecuación del yacimiento Ana para hacerlo zona paleontológica visitable.

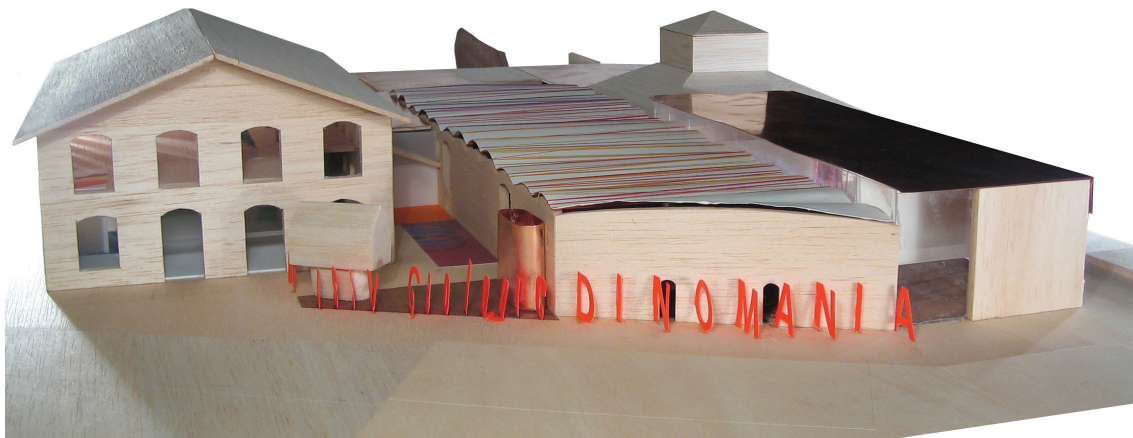


Figura I.15. Maqueta de los edificios de Museo Dinomanía de Morella (MUDIM).



Figura I.16. Sala principal del Museo Temps de Dinosaurios.

Destacamos finalmente, la exposición “Dinosaurios de Morella” en 2001. Fue la primera realizada conjuntamente entre el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid y el Museo “Temps de Dinosauris”, aportando ambas instituciones materiales fósiles, que en el caso MNCN correspondían a las antiguas colecciones de Vilanova y Piera y de Royo y Gómez.

I.1.2. EL MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

El marco geográfico

Los yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta se encuentran situados al sudoeste de la población de Morella, capital de la comarca de Els Ports, en el norte e interior de la provincia de Castellón, Comunidad Valenciana. Morella cuenta con un término municipal de 414 km², por lo que el territorio está dividido en varias entidades de población denominadas Denas. La Cantera del Mas de la Parreta se localiza en la Dena del Coll i Moll, en la falda sur de la Sierra del Aguila, cercana al amplio valle que ha ido formando el río Caldés y que se conoce como Vega del Moll (Fig. I.17) . El área de explotación abarca las masías de La Parreta, Macià Querol y Sabater. Las coordenadas geográficas (UTM) de la cantera se incluyen en una cuadrícula formada por:

N: 4497.000 y 4498.000

E: 742.000 y 743.000

El afloramiento de la Formación Arcillas de Morella en la cantera se dispone en una orientación este-oeste como ocurre generalmente en el resto de afloramientos de Morella y del resto de la comarca. El afloramiento de la Vega del Moll discurre por el pie de monte sur de casi toda la Sierra del Aguila. También se muestra en buena parte de la falda norte de la citada sierra.

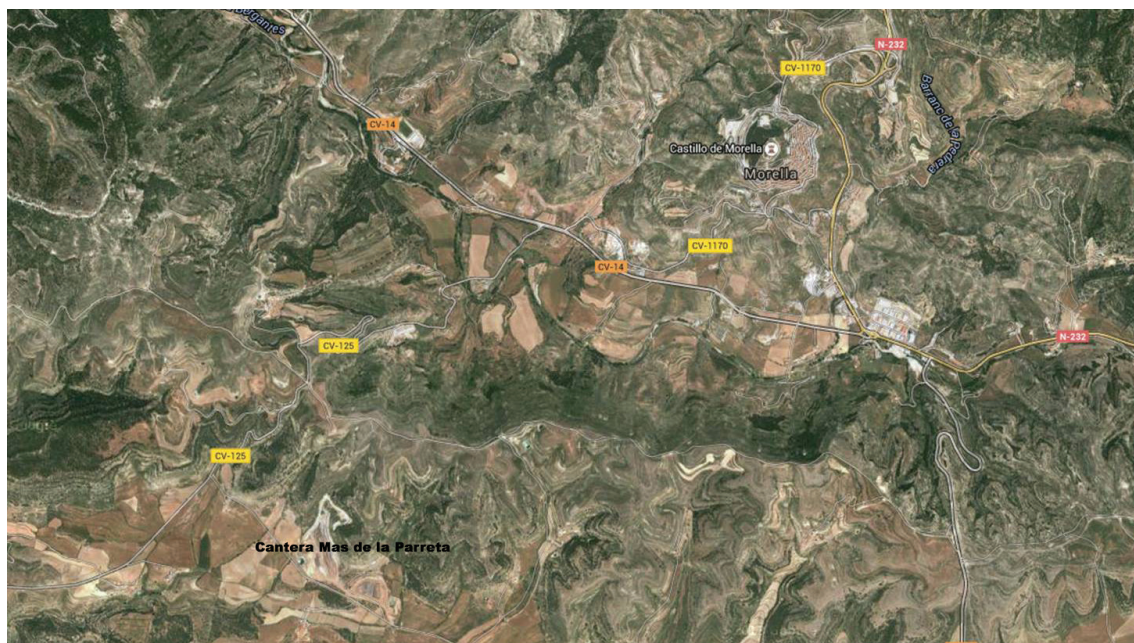


Figura I.17. Mapa de situación geográfica de la Cantera Mas de la Parreta. Imágenes ©2015 Cnea/Spot Image, DigitalGlobe, Landsat, Datos del mapa ©2015 Google, Inst. Geogr. Nacional

El marco geológico

Desde el punto de vista de las grandes unidades estructurales geológicas de la península ibérica, Morella, y la comarca de Els Ports, se hallan integradas plenamente en la llamada Zona de Enlace, que se sitúa entre la rama oriental de la Cadena Ibérica y la Cadena Costera Catalana. La zona de Enlace corresponde a la inversión paleógena de una gran cuenca sedimentaria Jurásico Superior – Cretácico Inferior, denominada Cuenca del Maestrazgo. Dentro de esta gran estructura sedimentaria, Els Ports está incluida en la subcuenca de Morella (Salas and Guimerà, 1996).

La Formación Arcillas de Morella forma parte del conjunto sedimentario identificado bajo la denominación de “Grupo Morella” (Canérot *et al.*, 1982). La descripción de esta Formación constituye la expresión formal de los niveles tradicionalmente llamados “Capas de Morella” (Hahne, 1930) o “Capas Rojas de Morella” (Marie, 1964; Canerot, 1974; Santafé *et al.*, 1982a). Hasta hace poco tiempo la situación croestratigráfica de la Formación se situaba a comienzos del Aptiense inferior (hace unos 125 millones de años, m.a.) (ver Santafé *et al.*, 1982a), pero los últimos trabajos sobre biozonas de amonites (García *et al.*, 2014) y sobre nuevos análisis palinológicos de la Formación Arcillas de Morella realizados en el yacimiento de Sant Antoni de la Vespa (Villanueva *et al.*, 2014), sitúan a esta Formación en el Barremiense superior (Fig. I.18).

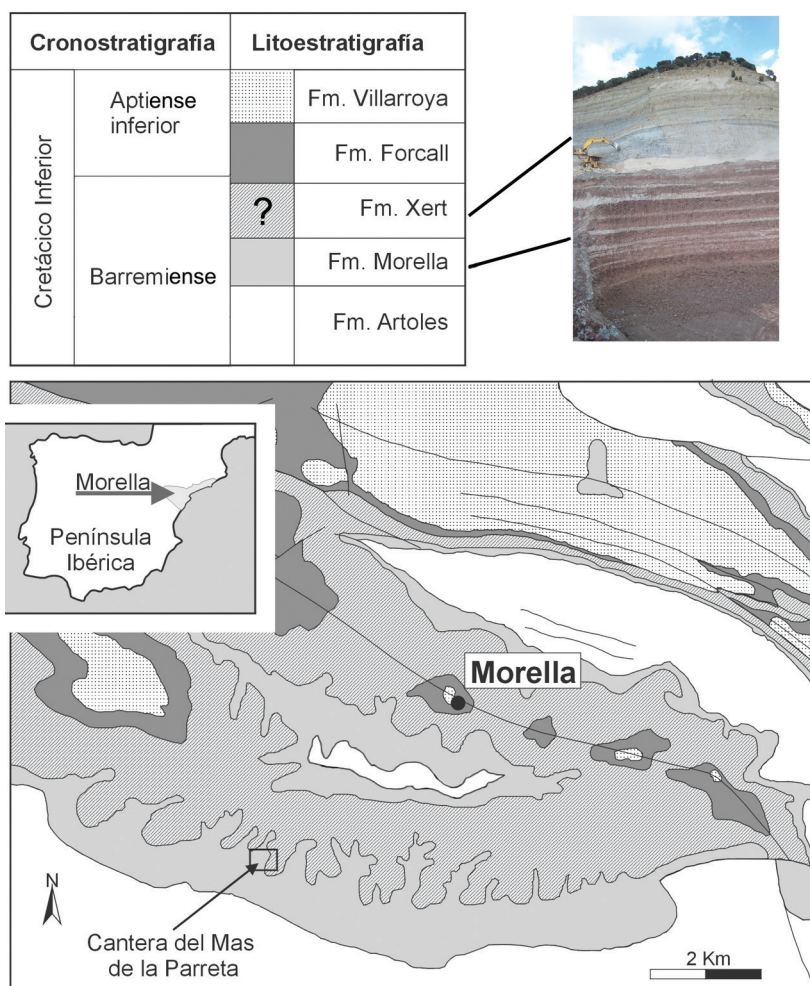


Figura I.18. Plano geológico de Morella y las diferentes formaciones.

Durante la mayor parte del Cretácico Inferior, la zona que hoy constituye la comarca de Els Ports de Morella se encontraba sumergida bajo las aguas del mar de Thetys, con una actividad deposicional caracterizada por el dominio de los carbonatos marinos de aguas poco profundas. A finales del Barremiense superior (127-126 m.a.) se produce un episodio eustático regresivo, que tuvo como consecuencia la emersión de una parte de la Cuenca del Maestrazgo, afectando principalmente a la comarca de Els Ports de Morella. El retroceso del mar hacia el sudeste y la entrada de sedimentos terrígenos procedentes del N-NW produjeron un sistema deposicional continental fluvio-deltaico (Salas *et al.*, 1995; Salas *et al.*, 2003).

Desde el punto de vista sedimentológico, se han podido distinguir en la Formación Arcillas de Morella nueve tipos diferentes de facies, agrupadas en cinco asociaciones. De muro a techo corresponden a:

- 1.- Una llanura mareal carbonatada.
- 2.- Una llanura fangosa mal drenada y de baja energía.
- 3.- Un sistema fluvial efímero multiepisódico con influencia mareal intercalado en la asociación anterior.
- 4.- Un canal fluvial influenciado por las mareas.
- 5.- Una llanura mareal siliciclástica marcada por una superficie de transgresión (Gàmez *et al.*, 2003).

Este complejo sistema sedimentario se interpretó como un delta mareal interrelacionado con una costa lacustre con islas o bancos arenosos (Santafé *et al.*, 1982a). Salas *et al.* (2003) y Gàmez *et al.* (2003) lo consideran una llanura fangosa atravesada por un sistema fluvial de canales ramificados, mal drenados y poco sinuosos, que sufre un cambio transgresivo con una potente influencia marina marcada por una significativa actividad mareal. Finalmente, otra interpretación más reciente señala un patrón de ciclicidad que corresponde a cambios eustáticos y climáticos en un sistema deltaico con una costa de playas extensas. Los cambios en el nivel del mar provocaron que los canales fluviales se encajasen verticalmente durante las bajadas de mar y se convirtieran en estuarios (Santisteban *et al.*, 2009).

La Formación Arcillas de Morella contiene evidencias de una biota diversificada. En cuanto a la flora se han recuperado macro y micro restos vegetales (Salas *et al.*, 2003; Martín-Closas y Gómez, 2003; Villanueva *et al.*, 2014). La fauna se conoce en la actualidad mediante restos de invertebrados (Santafé, *et al.*, 1982b; Ferrer y Gibert, 2003; García *et al.*, 2014) y, como se verá más adelante, una variada representación de vertebrados marinos y continentales.

I.1.3. LOS YACIMIENTOS DE VERTEBRADOS DE LA FORMACION ARCILLAS DE MORELLA

El número de localidades de la comarca de Els Ports con potencial fosilífero de vertebrados mesozoicos es muy elevado, siendo una de las zonas de la península ibérica con un mejor registro fósil del Cretácico Inferior. Aunque se han localizado yacimientos en otras formaciones presentes en la comarca (el yacimiento paleoicnológico de Vallivana de la Formación de Els Mangraners, Mas de Curolles-I de la Formación Cantaperdius o las calizas del Mas del Noto de la Formación Artoles), la mayoría de los yacimientos paleontológicos de la comarca de Els Ports corresponden a la Formación Arcillas de Morella. La relación de yacimientos que se describen a continuación solamente alude a aquellos puntos en los cuales se ha realizado una labor investigadora. Excepcionalmente se menciona algún yacimiento sin referencias bibliográficas por la relevancia de los restos recuperados (Fig. I.19).

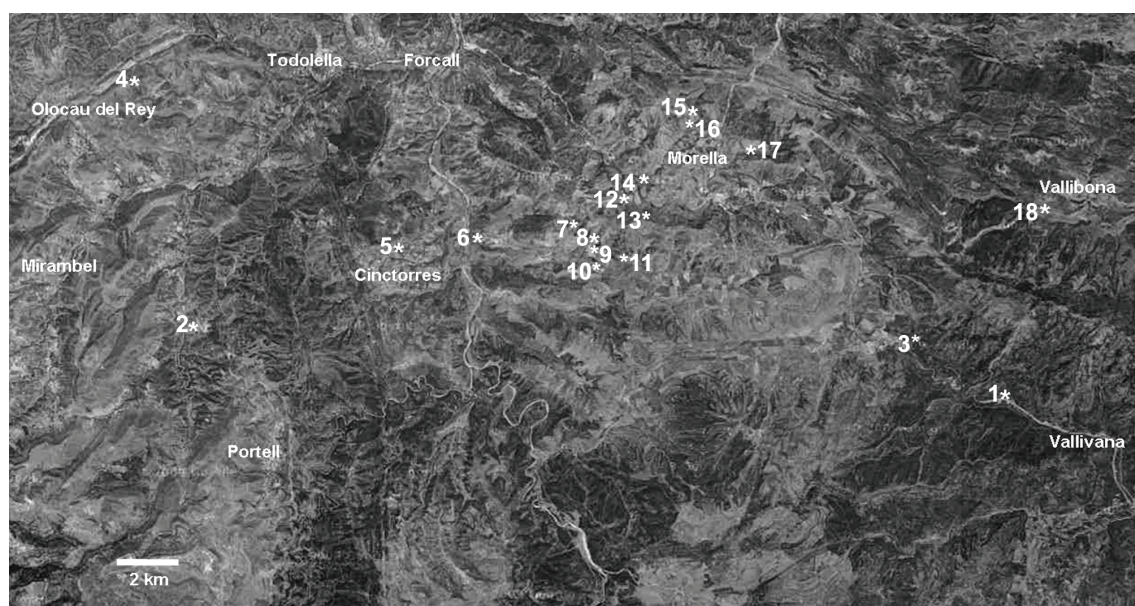


Figura 1.19. Plano comarcal de yacimientos de vertebrados de Els Ports. 1: Yacimiento paleoicnológico de Vallivana, Morella; 2: Mas de Curolles-I, Portell; 3: Mas del Noto, Morella; 4: Mas de Rafael, Todolella; 5: Ana, Cinctorres. Morella: 6: Sant Antoni de la Vespa; 7: El Solanet; 8: Mas Macià Querol; 9: Cantera Mas de la Parreta; 10: Mas de Peteix; 11: Mas del Dolço; 12: El Canteret; 13: Mas de Guimerà; 14: El Beltrán; 15: Mas de Romeu; 16: El Povet de Sant Llàcer; 17: Mas de Eroles; 18: Santa Agueda.

Mas de Rafael (La Todolella)

El yacimiento (Fig. 1.20) está situado a unos 4 km al oeste de la población de La Todolella (Castellón), cercano a la carretera que une las poblaciones de La Todolella y Olocau del Rey. Fue descubierto en 2003 por Andrés Santos-Cubedo como consecuencia de una prospección de campo. El material fósil consiste en una sola vértebra depositada en el Museo de la Valltorta de Tirig (Castellón). Se trata de un centro vertebral sacral que ha sido atribuido a *Plesiosauria* indet. (Jorquera *et al.*, 2009).

Ana (Cinctorres)

El yacimiento (Fig. 1.21) se localiza a unos 1.500 m al norte de la población de Cinctorres, cerca del Mas Roig. Fue descubierto en 1998 por Ramón Ortí, pero hasta el año 2002 no se realizó ninguna intervención. A partir de ese año comenzaron las campañas de excavaciones sistemáticas, dirigidas por el Instituto de Paleontología de Sabadell y el Grup Guix de Vila-real (Poza Falset *et al.*, 2009). Hasta la actualidad se han realizado seis campañas de excavaciones que han permitido la recuperación de unos 700 fósiles entre vertebrados e invertebrados (Santos-Cubedo *et al.*, 2010).

Los restos de vertebrados, en su mayor parte, corresponden a dinosaurios aunque también se han hallado restos de “peces”, tiburones y cocodrilos (Santos-Cubedo y Suñer, 2006). En cuanto a dinosaurios, se ha citado la presencia de cuatro taxones diferentes, que corresponden a dos terópodos, un saurópodo y un ornitópodo (Suñer *et al.*, 2003; 2008). Los restos de terópodos (dientes y elementos postcraneales) se han atribuido a *Theropoda* indet. y a *Baryonychinae* indet. (Suñer y Santos-Cubedo, 2006; Suñer *et al.*, 2008; Santos-Cubedo *et al.*, 2009a). Los restos de saurópodos son escasos, aunque se ha podido recuperar un fémur derecho casi completo que se



Figura I.20. Yacimiento Mas de Rafael (Todoledo).



Figura I.21. Excavación del yacimiento Ana (Cincinorres).

ha atribuido a Titanosauria indet. (Santos-Cubedo *et al.*, 2010). El material más abundante corresponde a dinosaurios ornitópodos y se ha atribuido a *Iguanodon* sp. (Suñer *et al.*, 2008; Santos-Cubedo *et al.*, 2009a, 2009b). Los materiales se encuentran depositados entre el Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón) y el Instituto Valenciano de Conservación y Restauración de Bienes Culturales de Castellón.

Sant Antoni de la Vespa (Morella)

Se trata de un yacimiento situado a 7 km al oeste del casco urbano de Morella (Fig. I.22), en la falda sudoeste de la Muela de la Garumba, en la margen derecha del río Caldes. Fue descubierto en 1998 por Miquel Guardiola mientras realizaba unos trabajos de prospección (Suñer *et al.*, 2008). Su descubridor halló un gran fragmento proximal de fémur que depositó en la Colección Museográfica de Cinctorres.

Se realizaron dos campañas de excavaciones en los años 2005 y 2008 bajo la dirección del Institut Català de Paleontologia y la Universidad Autónoma de Madrid, con la colaboración del Grup Guix de Vila-real. En estas campañas se hallaron restos de, al menos, tres dinosaurios saurópodos, representados por vértebras caudales, un conjunto formado por vértebras dorsales y sus correspondientes costillas, además de distintos elementos aislados (los más significativos, una tibia y un fragmento de ilion).

El material está siendo preparado por Instituto Valenciano de Conservación y Restauración de Bienes Culturales en Castellón. Por lo tanto, los estudios son todavía muy preliminares. No obstante, estos saurópodos podrían corresponder al mismo taxón que aparece en los yacimientos de El Canteret y Mas de Eroles, en los que la combinación de caracteres de los restos apuntan hacia una nueva forma de titanosauriforme cercano a los braquiosáuridos (Ortega *et al.*, 2006).



Figura I.22. Yacimiento de Sant Antoni de la Vespa. Equipo excavación 2008.

El Solanet (Morella)

Aunque no esta descrito formalmente, existen referencias a un yacimiento en el Mas de Solanet, situado a unos 7 Km al sudoeste de Morella (Fig. 1.23), cercano a la carretera Morella-Cinctorres. En los años ochenta del pasado siglo, Francisco Yeste extrajo algunos restos de los terrenos de esta masía.

Se tiene constancia de que se hallaron, al menos, dos grandes vértebras. Una de ellas esta depositada en el Museo Paleontológico de Elche (MUPE), y se trata de una vértebra caudal anterior de un terópodo de gran talla.

Los restos de grandes terópodos son bastante escasos en el registro fósil de Morella, por lo que este supuesto yacimiento podría aportar una información valiosa para el conocimiento de los terópodos de la Formación Arcillas de Morella.

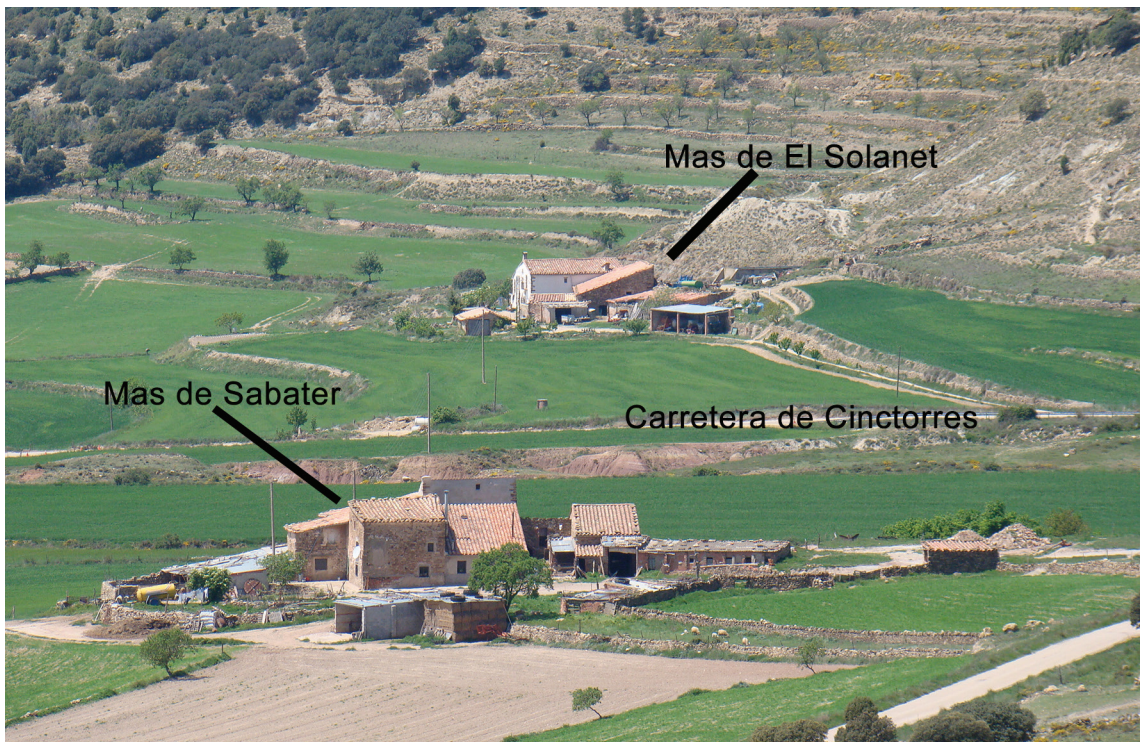


Figura 1.23. Vista del Mas de El Solanet. Localización del yacimiento imprecisa.

Mas Macià Querol (Morella)

Este yacimiento (Fig. 1.24) se encuentra situado al suroeste de Morella, en la margen derecha del rio Caldes, muy cercano a la actual cantera del Mas de la Parreta, en el denominado barranco de Les Calaveres. En 1979 se realizó una intervención de urgencia, por parte del equipo del Instituto de Paleontología de Sabadell, para recuperar los restos que afloraban en dicho barranco debido a la fuerte erosión.

Se lograron recuperar 9 fragmentos de huesos que fueron asignados a *I. bernissartensis* (Sanz et al., 1982), destacando un dentario sin piezas dentarias. Santafé et al. (1982b) también citan, en los alrededores del yacimiento, dientes de cocodrilos. Los materiales del ornitópodo se encuentran depositados en el Museo Temps de Dinosaurios de Morella.



Figura I.24. Yacimiento Mas Macià Querol. La flecha indica su antigua localización.

Cantera del Mas de la Parreta (Morella)

La cantera del Mas de la Parreta (Fig. I.25) está situada a unos 4 Km al sudoeste de Morella, en la falda sur de la Sierra del Aguila y en la margen derecha del amplio valle del rio Caldes que se conoce como Vega del Moll. La explotación minera está en funcionamiento desde el año 2000 bajo la gestión de la empresa Arcillas Vega del Moll, S.A. Desde el inicio de la explotación se ha intervenido en área superior a los 100.000 m², abarcando terrenos de las masías de Macià Querol, de La Parreta y de Sabater.

Desde el inicio se ha llevado a cabo un seguimiento paleontológico permanente bajo la dirección técnica de José Miguel Gasulla, con el apoyo científico de un equipo de la Unidad de Paleontología de la Universidad Autónoma de Madrid y de la Universidad Nacional de Educación a Distancia, formado por José Luís Sanz, Francisco Ortega, Pilar Yagüe, Fernando Escaso, Ivan Narváez y Adán Pérez-García (Salas *et al.*, 2003; Yagüe *et al.*, 2003; Gasulla *et al.*, 2006; 2007a; 2009b; 2010a; 2010b; 2011; 2012; 2014; Pérez-García *et al.*, 2014a; 2014b). Los estudios geológicos han sido realizados por la Universidad de Barcelona, dirigidos por Ramón Salas (Salas *et al.*, 2003; Gàmez *et al.*, 2003).

Hasta el momento actual se han podido localizar 11 yacimientos en el área Macià Querol – La Parreta y 4 yacimientos en el área del Mas de Sabater, además de algunos materiales aislados sin localización precisa. Al tratarse de una explotación minera, los yacimientos localizados están totalmente agotados. Las denominaciones de los yacimientos hacen referencia al orden temporal de aparición. Los materiales se encuentran depositados en el Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón).



Figura 1.25. Vista de la Cantera del Mas de la Parreta, con la señalización de los terrenos de las tres masías que componen el área de la cantera.

Mas de Peteix (Morella)

El yacimiento (Fig. 1.26) se localiza a unos 300 m al sur de la Cantera del Mas de la Parreta. Los restos fueron recogidos en superficie por Manuel Domingo García y depositados en el Museo Temps de Dinosaurios de Morella. Por el momento, no se ha realizado ninguna intervención en el yacimiento. El material consiste en cinco centros vertebrales. La morfología de los centros permite asignarlos a plesiosauros (Yagüe *et al.*, 2003).

Mas del Dolço (Morella)

El yacimiento (Fig. 1.27) se localiza a unos 4 km al sur de Morella, en el piedemonte sur de una de las muelas que conforman la Sierra del Aguila. Los trabajos de prospección realizados por Miquel Guardiola en 1998 permitieron localizar restos de dinosaurios ornitópodos que se han atribuido a “hipsilofodóntidos” (Suñer *et al.*, 2008; Santos-Cubedo *et al.*, 2009a). El material se encuentra depositado en la Colección Museográfica de Cincorres.

El Canteret (Morella)

El yacimiento (Fig. 1.28) se localiza a unos 4 km, al sudoeste de Morella, cercano a la carretera Morella-Cincorres en un potente paquete de margas grisáceas. Fue excavado en 1980, en parte por Francisco Yeste y, de manera independiente, por el Instituto de Paleontología de Sabadell. La colección de restos estuvo hasta el año 1994 guardada por la familia Membrado, propietarios de la finca El Canteret, cediéndola a partir de ese año al Ayuntamiento de Morella.

Se hallaron un total de 25 restos apendiculares y axiales. 23 de ellos fueron descritos por Sanz *et al.* (1982), ya que un radio derecho y una costilla se incorporaron más tarde a la colección de restos.



Figura I.26. Mas de Peteix. La flecha indica la situación del yacimiento.



Figura I.27. Terrenos del Mas del Dolço. La flecha indica la situación del yacimiento.

Estos autores asignan el material a *Brachiosaurinae* indet. Yague *et al.* (2001) incorporan los restos de El Canteret al material del Mas de Eroles para proponer una posible nueva forma de braquiosáurido. Los materiales se encuentran depositados en el Museo Temps de Dinosaurès de Morella.



Figura I.28. El Canteret y carretera de Cinctorres. La flecha indica la situación del antiguo yacimiento.

Mas de Guimerà (Morella)

En este yacimiento (Fig. I.29) solamente se realizó una prospección en 1979, también por el equipo del Instituto de Paleontología de Sabadell. El afloramiento se halla a unos 2 km al sudoeste de Morella.

Se recuperó un cuerpo vertebral caudal posterior, asignado a *I. bernissartensis* (Sanz *et al.*, 1982) y restos dentarios de cocodrilos (Santafe *et al.*, 1982b). La vértebra está depositada en el Museo Temps de Dinosaurès de Morella.

El Beltrán (Morella)

La zona de El Beltrán presenta un afloramiento, en la Formación Arcillas de Morella, bastante extenso, tanto verticalmente como lateralmente (Fig. I.30). Lateralmente se prolonga desde los terrenos de la antigua Tejería Milián, al este, hasta la Caseta Esperança, al oeste, discurriendo en paralelo a la carretera de Morella-Forcall.



Figura I.29. Mas de Guimerà. La flecha indica la situación del yacimiento.

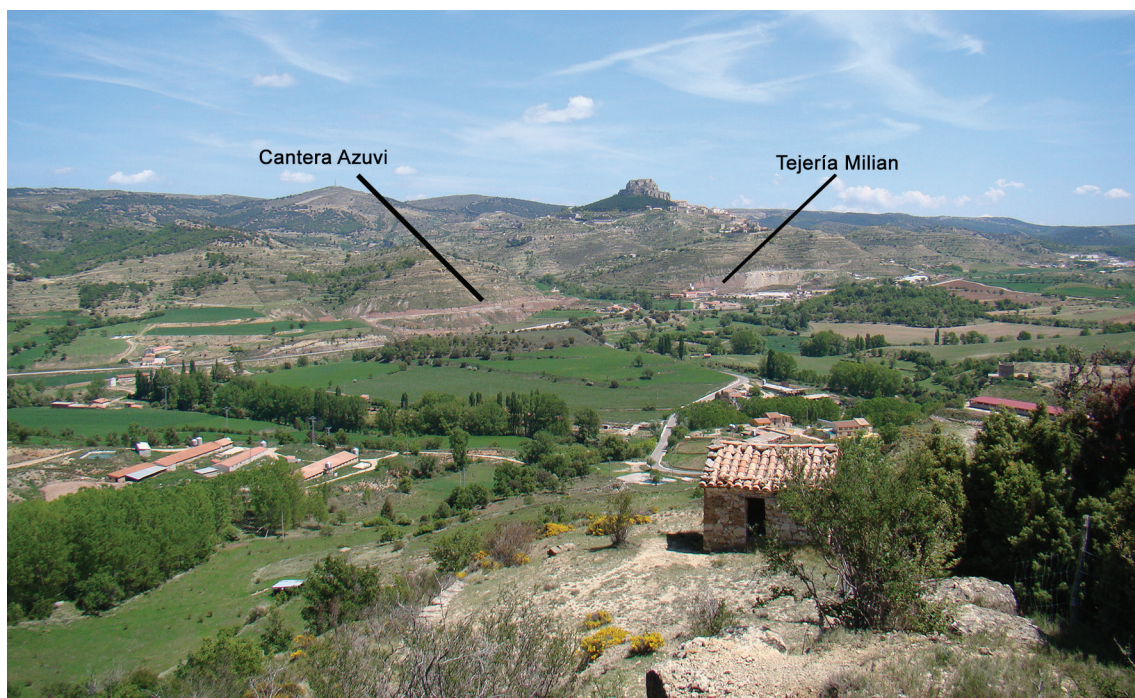


Figura I.30. Yacimientos de El Beltrán (Morella): Cantera Azuvi y Tejería Milián.

Históricamente, como ya se ha comentado en la introducción, es la zona en la que se ha prospectado con más intensidad desde los inicios de la investigación paleontológica en Morella. El registro fósil de esta zona es abundante y diverso. Los primeros trabajos de Vilanova y colaboradores y de Royo y colaboradores, en gran parte, estuvieron centrados en gran parte de este paraje. Los fósiles hallados fueron depositados, como ya se ha comentado, tanto en el antiguo Museo de Historia Natural de la Universidad de Valencia, donde desaparecieron en un incendio en 1932, como en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, institución en la que aún se conservan (Pérez García *et al.*, 2009a; Pérez García *et al.*, 2009b; Gasulla *et al.*, 2009a).

Lapparent (1966) extrajo nuevos materiales de este lugar, citando fragmentos de huesos y tres dientes de *Iguanodon*, un hueso de saurópodo, dientes de cocodrilos, placas de tortugas y numerosos dientes de peces.

Las investigaciones más recientes, por parte de aficionados locales, se han centrado sobre todo en dos áreas de El Beltrán, aunque sin realizar un trabajo de campo adecuado. Por un lado en los terrenos de la antigua Tejería Milián, se hallaron varios restos, algunos de ellos desaparecidos en la actualidad o en colecciones particulares. Se tiene constancia de una falange ungueal de terópodo (Sanz *et al.*, 1982) y un conjunto formado por varias falanges y un metatarsal que fue asignado por Sanz *et al.* (1983) a *Hypsilophodon* sp. y reasignado a "*Hypsilophodontidae*" indet. por Ruiz-Omeñaca (2001). Este conjunto está depositado en el Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont. Las colecciones del Museo Temps de Dinosaurios de Morella conservan también algunos restos de vértebras muy deterioradas, que pueden atribuirse a un ornitópodo de gran talla.

Por otra parte, en los terrenos de la actual Cantera Azuvi (denominada en algunas ocasiones Tejería), Francisco Yeste y otros aficionados locales encontraron numerosos restos craneales y postcraneales (50 piezas o fragmentos), que Sanz *et al.* (1982) asignaron a *Iguanodon bernissartensis* y un diente atribuido a un terópodo "carnosaurio". Posteriormente, Yeste continuó excavando más restos fósiles, entre los que destaca un sacro prácticamente completo atribuible a *Iguanodon*, depositado, junto con otros materiales, en el Museo Temps de Dinosaurios. Santafé *et al.* (1982b) también citan la presencia de vértebras y escamas de peces, atribuyéndolas a semionotiformes y piconodontiformes.

Más recientemente se realizaron seguimientos paleontológicos de las obras de ampliación de la carretera (el paleontólogo Julio Company) y de la actividad extractiva de la Cantera Azuvi, aunque se desconocen los resultados.

Mas de Romeu (Morella)

Este yacimiento (Fig. 1.31) situado al norte de la población de Morella, fue descubierto en 1975 por Francisco Yeste, del cual extrajo algunos restos (Santafé y Casanovas, 2009). Posteriormente fue excavado sistemáticamente por el Instituto de Paleontología de Sabadell Miquel Crusafont, bajo la dirección de José Vicente Santafé. En la excavación participaron también voluntarios de Morella. Se realizaron varias campañas de excavación en 1978 y 1979 (Santafé, 1978; Santafé y Casanovas, 1979).

Se recuperaron un total de 78 piezas o fragmentos de dinosaurios terópodos, tireóforos y ornitópodos (Sanz *et al.*, 1982), además de un número indeterminado de dientes atribuidos a cocodrilos (Santafé *et al.*, 1982b). Prácticamente la totalidad de los restos corresponden a un dinosaurio ornitópodo que Sanz *et al.* (1982) consideran *I. bernissartensis*. Dichos autores también asignaron un único diente de terópodo a *Coeluridae* indet., y una falange ungueal a ?*Nodosauridae* indet. Los materiales se encuentran depositados en el Museo Temps de Dinosaurios de Morella.

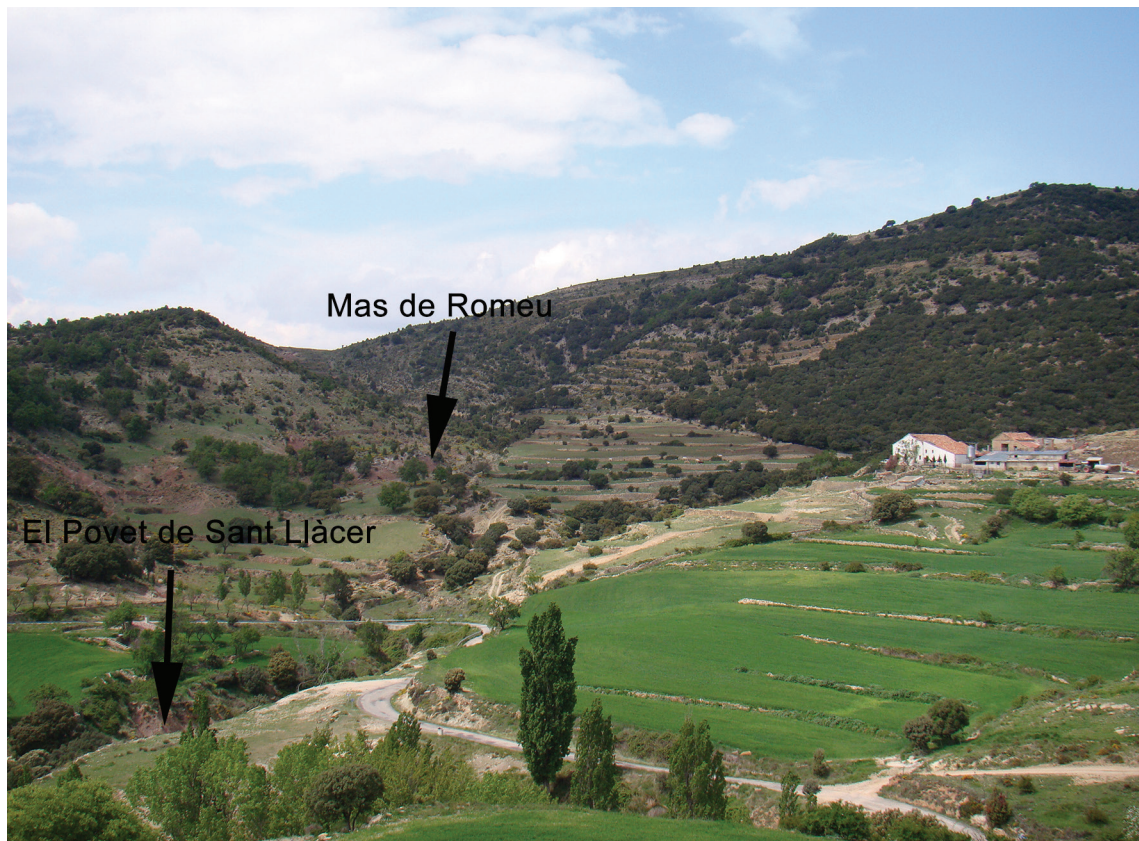


Figura 1.31. Yacimientos Mas de Romeu y Povet de Sant Llàcer. La flecha indica la situación de los yacimientos.

El Povet de Sant Llàcer (Morella)

El yacimiento (Fig. 1.31) se localiza al norte de Morella, apenas a 2 Km por la carretera de Xiva, y muy cercano al Mas de Romeu, uno de los yacimientos más importantes del registro morellano.

En este lugar se cita el hallazgo de un gran fragmento de húmero derecho, recogido en una prospección superficial por Andrés Santos Cubedo. Dicho húmero fue asignado a *Iguanodon* sp. (Ruiz-Omeñaca y Santos Cubedo, 1998). El hueso se encuentra depositado en el Centre de Natura “El Termet” de Vila-real (Castellón).

Mas de Eroles (Morella)

El yacimiento (Fig. 1.32) se halla a unos 3 km, al este de Morella, en uno de los barrancos de la margen derecha del río Bergantes.

En 1979 se realizó una prospección superficial en la que se halló una vértebra caudal muy posterior, asignada a *I. bernissartensis* (Sanz et al., 1982). Mas tarde, Francisco Yeste descubrió unos restos de gran tamaño. Se trataba de un húmero y un pubis, ambos completos, y una fíbula bastante deteriorada. Los materiales pertenecen probablemente a un único ejemplar de un dinosaurio saurópodo. Yagüe et al. (2001) consideran que se trataba de una nueva forma dentro del grupo de los Titanosauriformes, probablemente un braquiosáurido.

Prospecciones posteriores de Manuel Domingo García han aportado más materiales, correspondientes a elementos postcraneales de cocodrilos. Todos los materiales se encuentran depositados en el Museo Temps de Dinosaurios de Morella.



Figura I.32. Terrenos del Mas de Eroles. La flecha indica la situación del yacimiento.

Santa Agueda (Vallibona)

El yacimiento (Fig. I.33) se encuentra situado a unos 2 km al suroeste de la población de Vallibona, cercano a la carretera CS-V-3005, entre los puntos kilométricos 12,500 y 12,800 y cerca de las masías de Santa Agueda y Cap de la Umbria. Aunque no se tiene una referencia exacta de la localización de los materiales de la colección Royo y Gómez, probablemente fueron recogidos en esta zona.

Se han citado dos dientes asignados a *Iguanodon* sp. y una falange de “iguanodóntido” (Ruiz-Omeñaca et al., 2003a). Durante los años ochenta del siglo XX, Juan Cano, un aficionado de la población de Sant Mateu (Castellón), realizó intervenciones en este yacimiento, recuperando numerosos restos, que fueron depositados en la Colección Museográfica de Sant Mateu, de su propiedad. Los restos corresponden a un gran ornitópodo, a un saurópodo indeterminado y a un terópodo tetanuro, probablemente del grupo de los espinosauroides (Gómez-Fernández et al., 2007).



Figura I.33. Terrenos del Mas de Santa Agueda (Vallibona). La flecha indica la situación del yacimiento.

Yacimiento	Localidad	Grupos faunísticos	Referencias
El Beltrán: Tejería Milián	Morella	Peces, tortugas, cocodrilos, dinosaurios (terópodos y ornitópodos)	Lapparent, 1966 Sanz et al., 1982 Sanz et al., 1983
El Beltrán: Cantera Azuvi	Morella	Peces, tortugas, cocodrilos, dinosaurios (terópodos y ornitópodos)	Lapparent, 1966 Sanz et al., 1982
Mas de Romeu	Morella	Cocodrilos, dinosaurios (terópodos, tireóforos, ornitópodos)	Sanz et al., 1982 Santafé et al., 1982
Mas Macià Querol	Morella	Cocodrilos, dinosaurio ornitópodo	Sanz et al., 1982 Santafé et al., 1982
Mas de Guimerà	Morella	Cocodrilos, dinosaurio ornitópodo	Sanz et al., 1982 Santafé et al., 1982
Mas de Eroles	Morella	Cocodrilos, dinosaurios (saurópodos y ornitópodos)	Sanz et al., 1982 Yagüe et al., 2001

Tabla I.1. Yacimientos de la Formación Arcillas de Morella en la comarca de Els Ports y grupos faunísticos de vertebrados identificados en ellos.

Yacimiento	Localidad	Grupos faunísticos	Referencias
El Canteret	Morella	Dinosaurio saurópodo	Sanz <i>et al.</i> , 1982 Yagüe <i>et al.</i> , 2001
Mas Chimenea Alta	Morella	Peces	Poyato-Ariza <i>et al.</i> , 1999
El Solanet	Morella	Dinosaurio terópodo	Sin referencias
Santa Agueda	Vallibona	Dinosaurios (saurópodo, terópodo y ornitópodo)	Ruiz-Omeñaca <i>et al.</i> , 2003 Gómez-Fernández <i>et al.</i> , 2007
El Povet de Sant Llàcer	Morella	Dinosaurio ornitópodo	Ruiz-Omeñaca y Santos-Cubedo, 1998
Cantera Mas de la Parreta	Morella	Ver Tabla 3	Ver Tabla 3
Mas de Peteix	Morella	Plesiosaurios	Yagüe <i>et al.</i> , 2003
Ana	Cinctorres	Invertebrados, peces, cocodrilos, dinosaurios (saurópodo, terópodos y ornitópodos)	Santos-Cubedo y Suñer, 2006 Suñer <i>et al.</i> , 2008 Santos-Cubedo <i>et al.</i> , 2009
San Antoni de la Vespa	Morella	Dinosaurios saurópodos	Ortega <i>et al.</i> , 2006
Mas del Dolço	Morella	Dinosaurio ornitópodo	Suñer <i>et al.</i> , 2008 Santos-Cubedo <i>et al.</i> , 2009
Mas de Rafael	La Todolella	Plesiosaurio	Jorquera <i>et al.</i> , 2009

Tabla 1.1. Yacimientos de la Formación Arcillas de Morella en la comarca de Els Ports y grupos faunísticos de vertebrados identificados en ellos.

1.1.4. CONTEXTO PALEOECOLÓGICO Y PALEOBIOGEOGRÁFICO

El análisis del conjunto de elementos fósiles disponibles, especialmente de vertebrados, así como los datos geológicos, particularmente aquellos que aporta la sedimentología, permiten aproximarse a la reconstrucción del tipo de ecosistema existente en Morella durante el Barremiense superior. Incluso permite reconocer algunas variaciones ambientales que pudieron modificar el registro faunístico y otros elementos de la biota. Por otra parte, la aproximación al ecosistema zonal también permite la comparación con otros ecosistemas próximos, tanto sincrónicos como otros muy cercanos temporalmente.

El ecosistema de la Formación Arcillas de Morella

Los primeros intentos de construir un modelo general del tipo de ecosistema dominante en la zona de Morella y Els Ports durante el Barremiense superior comenzaron con Royo y Gómez. El conjunto faunístico del “Weald” morellano, junto con otros registros españoles, le permiten proponer que existe una composición “endémica” diferente a la de otras localidades europeas. De esta manera, el paleontólogo castellonense sugiere una paleobioprovincia diferente (Royo y Gómez, 1927). También considera que los yacimientos de vertebrados se produjeron por acarreo fluvial, lo que probablemente podría impedir la localización de esqueletos completos (Royo y Gómez, 1920; Gasulla *et al.*, 2009).

Sanz y colaboradores (1982), en su monografía sobre dinosaurios de Morella, realizaron propuestas paleoecológicas que los relacionaban con otros yacimientos con dinosaurios más o menos sincrónicos, a pesar de disponer de escaso material de algunos grupos, como terópodos y anquilosaurios. Estos autores consideran que los dinosaurios de Morella tenían una gran versatilidad ecológica, pero con una tendencia predominantemente terrestre, aunque tafonómicamente, la desarticulación de las carcasas se produjo en condiciones acuáticas. Los dinosaurios herbívoros eran el grupo mayoritario, con los ornitópodos como grupo dominante, de forma semejante a las otras formaciones comparadas (Cloverly en USA y Weald en Inglaterra). Opinan los autores que las formaciones wealdicas inglesas y Morella presentan notables semejanzas faunísticas, lo que significa probablemente condiciones ecológicas parecidas.

En la actualidad se ha ampliado considerablemente el conocimiento del registro fósil de vertebrados de la Formación Arcillas de Morella. Algunos grupos faunísticos han incrementado notablemente su presencia (e.g. dinosaurios terópodos y ornitópodos o tortugas). Otros han aparecido por vez primera en dicho registro recientemente (e.g. pterosaurios o plesiosaurios) o bien se han descrito por primera vez (*Brodiechelys royo*, *Eodortoka morellana*). El incremento del registro ha permitido constatar la presencia de casi todos los grandes grupos de vertebrados terrestres de los que se tiene constancia en el Cretácico Inferior (a excepción de mamíferos y dinosaurios avianos). Además, el registro presenta la particularidad de aportar materiales de vertebrados marinos, junto a los terrestres, en ambientes que presentan un modelo sedimentario de transición continental-marino.



Figura I.34. Esquema del paleoambiente general de la Formación Arcillas de Morella, con los distintos paleoambientes, modificado de Santafé et al., 1982.

El modelo sedimentario general del ecosistema de la Formación Arcillas de Morella corresponde a un sistema fluvial de canales ramificados y poco sinuosos de baja energía. Esta red fluvial atravesaba una llanura fangosa puntualmente mal drenada, que contaba además con esporádicas penetraciones mareales (Salas et al., 2003) (Fig. 1.34). Las condiciones ambientales se veían influenciadas por un clima subtropical de tipo monzónico, con períodos de aridez relativamente largos y época de precipitaciones abundantes. Estas condiciones limitaban la presencia vegetal, reducida prácticamente a comunidades de coníferas queirolepidiáceas (*Frenelopsis*) y helechos herbáceos (familia Schizaeaceae) (Salas et al., 2003). La fauna de vertebrados en este ambiente está constituida por taxones dulceacuícolas y terrestres (peces, anuros, escamosos, tortugas, cocodrilos y dinosaurios). Es relativamente común que los hallazgos estén compuestos por conjuntos de fósiles que principalmente representen a un único individuo parcialmente desarticulado. Este modelo es común en el caso de los dinosaurios ornitópodos, siendo uno de los grupos más frecuentemente identificados. Los fósiles asociados a los restos de ornitópodos varían, en cada caso, en frecuencia y diversidad, pero es común la presencia de elementos aislados (e.g. piezas dentales mudadas y/o desgastadas, osteodermos, fragmentos de caparzones, huesos aislados, escamas). La abundante presencia de dientes de reemplazo de animales depredadores (cocodrilos y dinosaurios terópodos), junto a claras marcas de descarnación en algunos huesos, podrían indicar que en algunos momentos se produjo actividad carroñera de carnívoros oportunistas. Los yacimientos que encajan con este modelo corresponden a los de Tejería Azuvi, Mas de Romeu y 14 de los 15 yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta.



Figura 1.35. Ejemplo de ambiente litoral de llanura mareal.

Existe un segundo episodio sedimentario separado del anterior por una marcada superficie regional transgresiva. Esto significa un cambio de modelo ambiental que puede ser explicado con distintas hipótesis interpretativas. Una sería el predominio de ambientes litorales correspondientes

a una llanura mareal (Salas *et al.*, 2003) (Fig. I.35). Otra situaría el modelo en medios estuarinos poco profundos y de baja energía (Santos-Cubedo *et al.*, 2009), donde, en algunos casos, los cuerpos arenosos indicarían depósitos de playa localizados en el interior de valles cortados (Santisteban y Santos-Cubedo, 2009). De cualquier modo, los medios transicionales se evidencian por la presencia de fósiles marinos (yacimientos de Ana en Cincorres y CMP-3, CMP-3b y CMP-3c de la Cantera del Mas de la Parreta en Morella). El espectro taxonómico representado en este episodio sedimentario es mucho más amplio que el anterior. Además, existe evidencia de procesos tafonómicos más variados, con carcasas articuladas y desarticuladas, con fósiles reelaborados, y la existencia de elementos que se pueden ser autóctonos y alóctonos, en muchos casos mezclados.

En los yacimientos en los que predominan los restos de saurópodos titanosauriformes, aparecen carcasas con distintos grados de desarticulación. Este es el caso de El Canteret, Mas de Eroles y, como ejemplo más evidente, el de Sant Antoni de la Vespa. Se puede inferir que el enterramiento se produjo dentro de un ambiente acuático interpretado como estuarino o de ría (Vila *et al.*, 2008). Además, excepcionalmente, en Sant Antoni de la Vespa se ha localizado, al menos, las carcasas parciales de dos individuos distintos y un resto de un tercero que corresponden a momentos deposicionales distintos.

El yacimiento de Ana (Cincorres) aporta un conjunto taxonómico integrado por seis formas, un pez, un cocodrilo y cuatro dinosaurios: un ornitópodo indet., *Iguanodon* sp., dos terópodos y un saurópodo (Santos-Cubedo *et al.*, 2009). De todos ellos, el mejor representado es el ornitópodo indet. Estos restos fueron depositados en un ambiente de estuario poco profundo, como elementos alóctonos junto a otros autóctonos, como son determinados invertebrados marinos (Santos-Cubedo *et al.*, 2009).

Los yacimientos CMP-3, CMP-3b y CMP-3c, de la Cantera del Mas de la Parreta (Morella), son los que presentan una mayor diversidad taxonómica. Los fósiles se distribuye en varios depósitos lenticulares de conglomerados por encima de la superficie de transgresión. En ellos se acumulan abundantes restos de flora y fauna terrestre y marina, lo que implica un ambiente transicional con descargas sedimentarias continentales a través de canales fluviales en los que inciden las mareas, que aportan además elementos marinos. Por tanto la mayor parte de los materiales fósiles están retrabajados y en muchos casos bastante erosionados. Sin embargo, algunos presentan un buen estado de conservación e incluso están articulados (e.g. parte del pie de un ornitópodo, o el sacro y dos iliones de un saurópodo no determinado). El conjunto faunístico está integrado por peces óseos y cartilaginosos y cuatro tipos de tortugas (una de ellas una forma nueva, *Brodiechelys royoi*). Además, tres tipos de cocodrilos, plesiosaurios, pterosaurios y casi todos los taxones dinosaurianos conocidos, hasta el momento, en la Formación Arcillas de Morella. Esta relación incluye a tres terópodos, un saurópodo, un anquilosaurio y al menos tres ornitópodos.

Ecosistemas y biotas sincrónicos europeos

El conjunto de vertebrados de la Formación Arcillas de Morella presenta ciertas similitudes con otros conjuntos faunísticos, tanto sincrónicos como muy cercanos temporalmente. Esta formación ha sido relacionada históricamente con los depósitos sedimentarios de las facies Weald, con una cronología Hauteriviense-Aptiense. Las rocas de estas facies están ampliamente representadas en el noroeste de Europa (desde el sur de Gran Bretaña, pasando desde el norte de Francia por los Países Bajos hasta el noroeste de Alemania). Las facies Weald comprenden arenas, limos, arcillas, y algunos conglomerados, depositados en ambientes fluviales, lagunares y llanuras costeras salobres, en los que se localiza una flora y fauna características. Esta biota incluye dinosaurios, siendo el más común *Iguanodon* (Gale, 2000). Además, algunos grupos de tortugas, tanto terrestres como dulceacuícolas, tuvieron una distribución europea amplia en el

Cretácico Inferior (Pérez-García et al., 2014). La distinción más importante entre los registros wealdicos terrestres y la fauna morellana radica en la presencia en esta de restos de reptiles marinos. Probablemente la causa sea la mayor influencia mareal en los depósitos morellanos, que permitía la entrada de restos de fauna marina, entremezclándose con la fauna terrestre y dulceacuícola.

Holtz y colaboradores (2004) proponen un análisis de conglomerados (cluster) de la historia paleobiogeográfica de los dinosaurios. Utilizan 238 unidades geográficas operativas, con edades que oscilan desde el Triásico Superior hasta el Cretácico Superior, y 77 unidades taxonómicas. En el dendograma resultante de este análisis, una de las agrupaciones mayores (Cluster E) puede ser considerada como el “Greater Wealden” que contiene localidades del wealdico del Cretácico Inferior de Inglaterra y del continente europeo, además de faunas comparables de la Europa meridional y central, América del Norte occidental y Níger. Según los autores, todos estos conjuntos contienen al ornitópodo Iguanodon y generalmente comparten euornitópodos basales, varios clados de terópodos (incluyendo espinosaurios barionícos) y anquilosaurios nodosáuridos. Concluyen que, durante la parte final del Cretácico Inferior, hay una fauna de iguanodontios, nodosáuridos y braquiosáuridos en gran parte de Laurasia. El registro fósil de la Formación Arcillas de Morella coincide a grandes rasgos con todas las propuestas que integran este llamado “Greater Wealden”.

Según Canudo y colaboradores (2009) la fauna del Cretácico Inferior de Europa en general, y de la península ibérica en particular, es singular y compleja, como lo demuestra la presencia de elementos comunes con el norte de África, como los saurópodos rebaquisáuridos, los terópodos espinosaurios (los dientes de Morella presentan caracteres derivados que están presentes en *Suchomimus* de Níger) y los ornitópodos driosáuridos. Las reconstrucciones paleogeográficas sitúan una serie de islas europeas, siendo las de la península ibérica las más meridionales. Es razonable pensar que pudiera existir traslados de fauna entre estas islas. La hipótesis propuesta por Canudo et al. (2009) es que, en el tránsito Barremiense-Aptiense, se formó un corredor entre el norte de África y el sur de Europa a través de la “ruta Apulia” en Italia, que fue usada por los dinosaurios de Laurasia para dispersarse en Gondwana y viceversa.

Por otra parte, Royo Torres (2009) propone que la ausencia del linaje de saurópodos del que forma parte *Tastavinsaurus*, en Gondwana, estaría relacionada con la ruptura definitiva de los continentes septentrionales con los meridionales, ya en el Jurásico Superior. Y esta ruptura se vería acentuada al comienzo del Cretácico con la apertura de la parte central del Atlántico y su comunicación con el mar de Tetis. Estos cambios paleogeográficos impidieron la circulación de organismos terrestres entre Laurasia y Gondwana durante buena parte del Cretácico Inferior, explicando así las diferencias de faunas entre las dos masas continentales. La presencia de algunos taxones comunes en ambos continentes se ha explicado tradicionalmente mediante la existencia de puentes intercontinentales puntuales, pero probablemente sean necesarias explicaciones más generales.

Las relaciones paleobiogeográficas no solamente presentarían una dirección norte-sur. Respecto a las tortugas, Pérez García et al. (2004) atribuyen los géneros *Brodiechelys* y *Larachelus* a la familia Xinjiangchelyidae, un clado que previamente solo se conocía en Asia. Esto sugiere una estrecha relación biogeográfica entre las tortugas dulceacuícolas del este y oeste de Laurasia.

Dentro del conjunto de los yacimientos europeos del Cretácico Inferior, los más destacados por la fauna de vertebrados, principalmente dinosaurios, comparables con la Formación Arcillas de Morella, se localizan en el sur de Inglaterra y Bélgica. En el sur de Inglaterra destacan la Cuenca de Wessex (Isla de Wight y Dorset) y el Weald Clay (West Sussex y Surrey), en los que, en términos generales, los linajes de dinosaurios coinciden con los de la Formación Morella, sobresaliendo la presencia de ornitópodos (Weishampel et al., 2004). La Isla de Wight es la que ofrece un mayor registro de vertebrados, principalmente dinosaurios. Dos son las Formaciones

que constituyen este registro: la Formación Wessex del Barremiense y la Formación Vectis del Barremiense superior – Aptiense inferior. La primera registra una diversidad taxonómica mucho más amplia, con elementos terrestres y dulceacuícolas. Así, se han citado varios peces óseos y cartilaginosos, anfibios, escamosos, tortugas, cocodrilos, mamíferos, pterosaurios y dinosaurios (Insole et al., 1994; Evans et al., 2003; Perez-García et al., 2014). Muchos de los taxones coinciden con los de la Formación Morella, aunque el registro de terópodos es más extenso (*Neovenator*, *Eotyrannus*, *Baryonyx*, *Yaverlandia*, *Aristosuchus*, *Oviraptorosauria* indet. y ?*Dromaeosauridae* indet.). La Formación Vectis muestra una menor diversidad taxonómica, aunque tiene un importante registro de icnitas de terópodos y ornitópodos. El ambiente de esta Formación se interpreta como el entorno de una laguna costera poco profunda, con fluctuaciones de salinidad (Radley et al., 1998). Se ha citado la tortuga *Brodiechelys* (Perez-García et al., 2014), plesiosaurios y dinosaurios terópodos indeterminados, anquilosaurios y ornitópodos (Weishampel et al., 2004).

El yacimiento del Barremiense-Aptiense de Bernissart (Bélgica) ha proporcionado un registro amplio de peces (15 especies diferentes), un anfibio, dos tortugas, dos cocodrilos y tres dinosaurios (dos ornitópodos y un terópodo) (Casier, 1960; Bultynck, 1989; Godefroit, 2009). Varios taxones, como algunos peces, los dos cocodrilos y los dinosaurios, están compartidos por Bernissart y Morella. También el paleoambiente es coincidente, ya que Bernissart se interpretó como una gran zona deltaica pantanosa, con pequeños lagos y con una vegetación principalmente de coníferas y helechos, en un contexto climático subtropical, con alternancia de estaciones secas y lluviosas (Bultynck, 1989). Ambos registros coinciden también en alta representación de ornitópodos, sin embargo la diversidad taxonómica de dinosaurios en el yacimiento belga es muy escasa, probablemente debida a sus restricciones tafonómicas.

La península ibérica presenta varias localidades del Cretácico Inferior con un registro comparable de vertebrados semejante a las faunas de Morella, si bien la cronoestratigrafía de algunos yacimientos se situaría en una posición más temprana. Los yacimientos más representativos son: Las Hoyas en Cuenca (Formación Calizas de la Huérguina, Barremiense superior); Galve en Teruel (Formación Camarillas, Barremiense inferior); Vallipón-Castellote en Teruel (Formación Artoles, Barremiense superior); Zorralbo-Golmayo en Soria (Formación Golmayo, Hauteriviense superior- Barremiense inferior) y Salas de los Infantes en Burgos (Formación Castrillo de la Reina, Barremiense superior – Aptiense).

El yacimiento de Las Hoyas corresponde a un clásico Fossil-Lagerstätte lacustre. Los fósiles se conservan en calizas finamente laminadas que fueron depositadas en un ambiente que estuvo sujeto a fuertes oscilaciones cíclicas del nivel del agua, por alternancia de períodos húmedos y áridos. Sus facies proceden de un humedal subtropical estacional, con una gran abundancia de restos fósiles muy bien preservados (Buscalioni y Fregenal-Martínez, 2010). Dentro del extraordinario registro fósil que ofrece este yacimiento los grupos coincidentes con Morella corresponden a peces, anfibios, tortugas, cocodrilos, pterosaurios y dinosaurios. Algunos de los taxones son coincidentes, como peces Semionotiformes y Pycnodontiformes, cocodrilos neosuquios (*Bernissartia* y *Goniopholis*), pterosaurios del grupo Ornithocheiridae (Vullo et al., 2009) y el dinosaurio ornitópodo *Mantellisaurus* (Llandres et al., 2013).

Galve es una de las localidades más conocidas del Cretácico Inferior de la península ibérica, con un registro fósil amplio y variado. Los restos fósiles abarcan un intervalo de tiempo que va desde el Jurásico Superior hasta el Aptiense, a lo largo de cuatro formaciones sedimentarias, Formación Higuieruelas, Formación Villar del Arzobispo, Formación el Castellar y Formación Camarillas. Desde el punto de vista cronoestratigráfico, la Formación Camarillas del Barremiense inferior es la más cercana a la Formación Arcillas de Morella. Ambas Formaciones coinciden en varios taxones. Comparten peces Semionotiformes y Pycnodontiformes (Poyato-Ariza et al., 1999), cocodrilos (*Theriosuchus*, *Goniopholis* y *Bernissartia*), pterosaurios (*Pterosauria* indet.) y dinosaurios saurópodos (Titanosauriformes), terópodos (espinosaurios, dromeosáuridos), anquilosaurios (*Nodosauridae*

indet.) y ornitópodos (“hipsilofodóntidos”, *Mantellisaurus*, *Iguanodon* sp.) (Ruiz-Omeñaca et al., 2004). Además, recientemente, se ha descrito en esta formación un nueva especie de *Iguanodon*, *I. galvensis* Verdu et al., 2015.

El yacimiento de Vallipón corresponde a una arenisca consolidada, en la que los restos fósiles se encuentran cementados en una matriz de carbonato. El yacimiento se formó en un medio marino de poca profundidad, relacionado con la línea de costa. La diversidad taxonómica registrada en el yacimiento está descrita principalmente a partir de microrestos, sobre todo, piezas dentales aisladas (Ruiz-Omeñaca et al., 2003b). Aunque presenta una mayor diversidad que Morella, los grupos taxonómicos mayores, tanto terrestres como dulceacuícolas, son, una vez más, similares.

Los yacimientos de Zorralbo-Golmayo (Soria) han proporcionado un elevado número de restos óseos de diversos vertebrados terrestres: una tortuga criptodira, *Goniopholis* sp., Titanosauriformes indet., Dromosauridae indet., Allosauridae indet., Iguanodontidae sp., *Polacanthus* sp. (Fuentes Vidarte et al., 2005; Pereda Suberbiola et al., 2008) que también resulta, en términos generales, similar al de Morella.

Los yacimientos de la Formación Castrillo de la Reina de Salas de los Infantes (Burgos) han proporcionado restos fósiles que presentan semejanzas con los del registro morellano. La fauna barremiense burgalesa, al igual que la española en su conjunto, comparte la presencia de determinados taxones con otros lugares, muy especialmente con Inglaterra (Torcida, 2006). Así se han determinado peces óseos, cocodrilos, dinosaurios saurópodos titanosauriformes, terópodos espinosaurios, anquilosaurios (*Polacanthus*) y ornitópodos “hipsilofodóntidos” e “iguanodóntidos” (Torcida et al., 2009). Además, hay elementos diferenciadores o novedosos como la presencia de un rebauisáurido y de dos ornitópodos considerados como nuevos taxones (Torcida, 2006).

I. 2. HIPOTESIS Y OBJETIVOS DE LA TESIS

Hipótesis general

La fauna de dinosaurios y otros vertebrados de la Cantera del Mas de La Parreta (CMP), perteneciente a la Formación Arcillas de Morella (Cretácico Inferior, Barremiense superior), está compuesta por una combinación de taxones compartidos con niveles sincrónicos del dominio occidental europeo y de formas exclusivas.

A partir de esta hipótesis general, se plantean diversas hipótesis específicas que se pretenden contrastar mediante una serie de objetivos concretos:

Hipótesis 1. La fauna de saurópodos de la Cantera del Mas de La Parreta (CMP) es semejante a la que se reconoce en las localidades que integran el “Greater Wealden” en el Cretácico Inferior europeo y está constituida por formas pertenecientes a Titanosauriformes.

Objetivo 1. Identificación, análisis morfológico y sistemático de los restos esqueléticos de saurópodos, localizados en los niveles transicionales de la CMP.

Hipótesis 2. La fauna de terópodos de la CMP es semejante a la que se reconoce en las localidades que integran el “Greater Wealden” en el Cretácico Inferior europeo y está constituida por espinosaurios, alosauroides y celurosaurios.

Objetivo 2. Identificación, análisis morfológico y sistemático de los restos esqueléticos aislados atribuidos a distintos linajes de tetanuros: espinosaurios, alosauroides y celurosaurios, localizados en los distintos niveles de la Formación Arcillas de Morella de la CMP.

Hipótesis 3. La fauna de tireóforos de la CMP es semejante a la que se reconoce en las localidades que integran el “Greater Wealden” en el Cretácico Inferior europeo y está constituida por el anquilosaurio *Polacanthus*.

Hipótesis 4. La fauna de ornitópodos de la CMP es semejante a la que se reconoce en las localidades que integran el “Greater Wealden” en el Cretácico Inferior europeo y está constituida por una forma cercana a los hipsilofodóntidos y los “iguanodontoideos” *Iguanodon* y *Mantellisaurus*.

Objetivo 3. Identificación, análisis morfológico y sistemático de los elementos aislados dermatoesqueléticos, localizados en la CMP en los niveles transicionales de la Formación Arcillas de Morella.

Objetivo 4. Identificación, análisis morfológico y sistemático de los restos postcraneales atribuibles a ornitópodos hipsilofodóntidos, en la CMP en los distintos niveles de la Formación Arcillas de Morella.

Objetivo 5. Identificación, análisis morfológico y sistemático de los restos postcraneales aislados y un esqueleto parcial de un taxón que presenta caracteres semejantes a *Mantellisaurus*.

Objetivo 6. Identificación, análisis morfológico y sistemático de los restos craneales y postcraneales aislados y varios esqueletos parciales de un taxón que presenta caracteres semejantes a *Iguanodon*.

Objetivo 7. Identificación, análisis morfológico y sistemático de un esqueleto parcial que presenta caracteres cercanos tanto a *Iguanodon* como a *Mantellisaurus*, pero también diferencias respecto a ambos. Discusión sobre la variabilidad de estos taxones o la presencia de un taxón desconocido en la CMP.

I.3. REFERENCIAS

- Beltrán, F. 1918. Sobre excursiones realizadas con los alumnos a Morella. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 18: 134.
- Bolívar y Urrutia, I. de. 1930. Bolívar, Ignacio. S. Rafael, Segovia. ACN134/015/004 (Documento inédito).
- Bultynck, P. 1989. Bernissart et les Iguanodons. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 115 pp.
- Buscalioni, A.D., Fregenal-Martínez, M.A. 2010. A holistic approach to the palaeoecology of Las Hoyas Konservat-Lagerstätte (La Huérguina Formation, Lower Cretaceous, Iberian Ranges, Spain). Journal of Iberian Geology, 36 (2): 297-326.
- Canérot, J. 1974. Recherches géologiques aux confins des Chaînes ibérique et catalane (Espagne). Thèse. Enadimsa. Toulouse, 1-520.
- Canérot, J., Cungny, P., Pardo, G., Salas, R. y Villena, J. 1982. Ibérica Central – Maestrazgo. In: El Cretácico de España. Univ. Complutense de Madrid: 273-344.

- Canudo, J.I., Barco, J.L., Pereda-Suberbiola, X., Ruiz-Omeñaca, J.I., Salgado, L., Torcida Fernández-Baldor, F. and Gasulla, J.M. 2009. What Iberian dinosaurs reveal about the bridge said to exist between Gondwana and Laurasia in the Early Cretaceous. *Bull. Soc. géol. Fr.* 180 (1): 5-11.
- Casier, E. 1960. *Les Iguanodons de Bernissart*. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 2e edition, 1978, 166 pp.
- Evans, S.E., Barrett, P.M. and Ward, D.J. 2003. The first record of lizards and amphibians from the Wessex Formation (Lower Cretaceous : Barremian) of the Isle of Wight, England. *Proceedings of the Geologists' Association*, 115 : 239-247.
- Ferrer y Julve, N. 1877. España. Antiguo Reino de Valencia. Morella. Colección de Fósiles recogida y presentada por el Dr. D. Nicolás Ferrer y Julve. *Arxiu Universitat de València*, documento c/306/5.
- Ferrer, O. y Gibert de, J.M. 2005. Presencia de *Teredolites* en la Formación Arcillas de Morella (Cretácico Inferior, Castellón). *Revista Española de Paleontología*, N.E. X, 39-47.
- Gale, A.S. 2000. Early Cretaceous: rifting and sedimentation before the flood. In: N. Woodcock and R. Strachan (Eds.): *Geological History of Britain and Ireland*, 339-355.
- Gàmez, D., Paciotti, P., Colombo, F. y Salas, R. 2003. La Formación Arcillas de Morella (Aptiense inferior), Cadena Ibérica Oriental: Caracterización sedimentológica. *Geogaceta*, 34, 191-194.
- García, R., Moreno-Bedmar, J.A., Bover-Arnal, T., Company, M., Salas, R., Latil, J.-L., Martín-Martín, J.D., Gomez-Rivas, E., Bulot, L.G., Delanoy, G., Martínez, R. y Grauges, A. 2014. Lower Cretaceous (Hauterivian-Albian) ammonite biostratigraphy in the Maestrat Basin (E Spain). *Journal of Iberian Geology* 40 (1), 99-112.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Escaso, F. y Sanz, J.L. 2006. Diversidad de terópodos del Cretácico Inferior (Fm. Arcillas de Morella, Aptiense) en los yacimientos del Mas de la Parreta (Morella, Castellón). *XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, León, pp. 124-125.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Ortega, F. y Escaso, F. 2007a. *Iguanodon bernissartensis* (Ornithopoda) del yacimiento CMP-5 (Cantera Mas de la Parreta, Morella, Castellón) de la Formación Morella (Aptiense inferior, Cretácico Inferior). *IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, Salas de los Infantes, pp. 65-67.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Santos-Cubedo, A., Sanz, J.L. y Lacalle García, C. 2007b. MUDIM: un museo de dinosaurios en la Comunidad Valenciana. In: *Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas* (Ed) *Libro de resúmenes IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, 69-70.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pérez García, A. y Sanz, J.L. 2009a. Actividad paleontológica en la comarca de Els Ports a finales del siglo XIX y principios del XX, in Poza, B., Santos-Cubedo, A., Vila, B. y Sunyer, M. (Eds.), *Dinosaurios, lagartos terriblemente grandes, un paseo por la exposición. EDC Natura – Fundación Omacha*, Castellón, 29-46.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pérez-García, A., Sanz, J.L. y Escaso, F. 2009b. The vertebrates from the Arcillas de Morella Formation (Lower Aptian) of Morella, Spain. *10th International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, Teruel, pp. 169-170.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Escaso, F. y Pérez-García, A. 2010a. Los yacimientos de vertebrados de la Formación Arcillas de Morella (Aptiense inferior). In: A. Pérez-García, F. Gascó, J.M. Gasulla y F. Escaso (eds.) *Viajando a mundos pretéritos*, Morella 157-171.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Sanz, J.L., Escaso, F. y Pérez-García, A. 2010b. Un nuevo ejemplar de *Iguanodon bernissartensis* (Dinosaurio: Ornithopoda) del Aptiense inferior de Morella (Castellón, España). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 9: 227-230.

- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pereda Suberbiola, X., Escaso, F. y Sanz, J.L., 2011. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* Owen, 1865, en el Cretácico Inferior de Morella (Castellón, España). *Ameghiniana* 48 (4), 508-519.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Ortega, F., Escaso, F. y Pérez-García, A., 2012. Isolated vertebrae of the ornithomimid *Mantellisaurus* from the early Aptian of Morella (Spain). In: Royo-Torres, R., Gascó, F., Alcalá, L., (Coord.), 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. ¡Fundamental!, 20, pp. 93-94.
- Gasulla, J.M., Escaso, F., Ortega, F. y Sanz, J.L. 2014. New hadrosauriform cranial remains from the Arcillas de Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain. *Cretaceous Research* 47 19-24
- Godefroit, P. 2009. 130 years ago: the discovery of the Bernissart Iguanodonts. In: P. Godefroit y O. Lambert (Eds.), *Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodonts: New Perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems*. Brussels, 129-135.
- Gómez-Fernández, D., Canudo, J.I. y Cano-Llop, V. 2007. Descripción de la cintura pelviana de un nuevo dinosaurio terópodo de la Formación Morella (Aptiense inferior) en Vallibona (Castellón, España). In: *Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas (Ed) Libro de resúmenes IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, 71-72.
- Hahne, C. 1930. Investigaciones estratigráficas y tectónicas en las provincias de Teruel, Castellón y Tarragona (trad. San Miguel de la Cámara). *Publ. alemanas sobre Geol. esp.* V. II, Madrid, 51-97.
- Holtz, T.R.Jr., Chapman, R.E. and Lamanna, M.C. 2004. *Mesozoic Biogeography of Dinosauria*. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H (eds.): *The Dinosauria*. Second Edition. University of California Press, 627-642.
- Insole, A.N. and Hutt, S. 1994. Palaeoecology of the dinosaurs of the Wessex Formation (Wealden Group, Early Cretaceous), Isle of Wight, southern England. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 112: 135-150.
- Jorquera-Grau, A., Santos-Cubedo, A., Santisteban-Bove, C. de y Galobart-Lorente, A. 2009. Plesiosaurs (Reptilia: Sauropterygia) from the Arcillas de Morella Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Castellón (Spain). *Paleolusitana* 1: 229-235.
- Lapparent, A.F. 1966. Nouveaux gisements de Reptiles Mésozoïques en Espagne. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 84: 103-110.
- Llandres, M., Vullo, R., Marugán-Lobón, J., Ortega, F. and Buscalioni, A.D. 2013. An articulated hindlimb of a basal iguanodont (Dinosauria, Ornithomimidae) from the Early Cretaceous Las Hoyas Lagerstätte (Spain). *Geological Magazine* 150(3):572-576.
- Mares, V. (1681). 1931 Segunda Edición. La Fenix Troyana. Teruel, Imprenta "La Federación". 485 pp.
- Marie, J. 1964. Étude stratigraphique et micropaléontologique de la région de Morella (Prov. de Castellón, Espagne). *Diplôme d'Études Supérieures*. Univer. de Dijon. 1-108.
- Martín-Closas, C. y Gómez, B. 2003. El género *Frenelopsis* en el Cretácico inferior ibérico. En M.V. Pardo Alonso y R. Gozalo (Eds.): *Libro de resúmenes de las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Morella, 20-21.
- Moratalla, J.J., Gasulla, J.M., Salas, R. y Martín-Closas, C. 2003. El yacimiento neocomiense (Cretácico inferior) de icnitas de dinosaurios terópodos de Vallivana (Morella, Castellón, España). En M.V. Pardo Alonso y R. Gozalo (Eds.): *Libro de resúmenes de las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Morella, 121.
- Ortega, F., Escaso, F., Gasulla, J.M., Dantas, P. y Sanz, J.L. 2006. Dinosaurios de la Península Ibérica. *Estudios Geológicos* 62 (1): 219-240.

- Pereda Suberbiola, X., Fuentes, C., Meijide, M., Meijide-Fuentes, F., Meijide-Fuentes Jr, M. 2008. New remains of the ankylosaurian dinosaur *Polacanthus* from the Lower Cretaceous of Soria, Spain. *Cretaceous Research*, 28 (4): 583-596.
- Pérez-García, A. y Ortega, F. 2009. Juan Vilanova y Piera (1821-1893) y la primera tortuga hallada en el Mesozoico español. *Geogaceta*, 47: 17-20.
- Pérez-García, A., Ortega, F. y Gasulla, J.M. 2009a. Revisión histórica y sistemática del primer hallazgo de tetanuros basales (Theropoda) del Cretácico Inferior de Morella (Castellón). *Geogaceta* 47: 21-24.
- Pérez-García, A., Sánchez Chillón, B. y Ortega, F. 2009b. Aportaciones de José Royo y Gómez al conocimiento sobre los dinosaurios de España. *Paleolusitanica* 1: 339-364.
- Pérez-García, A., Gasulla, J.M. y Ortega, F. 2014a. A new turtle species of *Brodiechelys* from the Early Cretaceous of Spain: Systematic and palaeobiogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica* 59 (2): 333-342.
- Pérez-García, A., Gasulla, J.M. y Ortega, F. 2014b. *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov., the first panpleurodiran turtle (Dortokidae) defined in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research* 48: 130-138.
- Plot, R. 1677. The Natural History of Oxfordshire, being an essay towards the Natural History of England. Printed at the Theater, Oxford. 358 pp., 16 pls.
- Poyato-Ariza, F.J.; Buscalioni, A.D.; Cartanyà, J. 1999. The Mesozoic record of osteichthyan fishes from Spain. In : Arratia, G y Schultze, H-P. (eds.), *Mesozoic Fishes 2 : Systematics and Fossil Record*. München, Germany: 505-533.
- Poza-Falset, B., Santos-Cubedo, A., Suñer-Fuster, M. y Galobart-Lorente, A. 2009b. Ana: Puesta en valor de un yacimiento de dinosaurios en un entorno rural (Cinctorres, Castellón). IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno, Salas de los Infantes, pp. 293-300.
- Radley, J.D., Barker, M.J. and Harding, I.C. 1998. Palaeoenvironment and taphonomy of dinosaur tracks in the Vectis Formation (Lower Cretaceous) of the Wessex sub-basin, southern England. *Cretaceous Research*, 19, 471-487.
- Royo Torres, R. 2009. El saurópodo de Peñarroya de Tastavins. *Monografías Turolenses* 6, Instituto de Estudios Turolenses y Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel – Dinopolis: 548 pp.
- Royo y Gómez, J. 1918. Excursión geológica por Guadalajara y Cuenca. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 18: 133.
- Royo y Gómez, J. 1920a. Vegetales carboníferos de Babero (León). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 20: 259.
- Royo y Gómez, J. 1920b. Los yacimientos wealdicos del Maestrazgo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 20: 261-267.
- Royo y Gómez, J. 1921. La facies continental en el Cretácico Inferior Ibérico. *Asociación Española para el Progreso de las Ciencias, Congreso de Oporto* 6: 221-236.
- Royo y Gómez, J. 1925. Resultados científicos obtenidos en su viaje por Francia; Suiza, Alemania y Bélgica. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 25: 114-117.
- Royo y Gómez, J. 1926a. Los vertebrados del Cretácico español de facies wealdica. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 47, (7 de la 3ª serie): 171-176.
- Royo y Gómez, J. 1926b. Los descubrimientos de reptiles gigantes en Levante. *Boletín de la Sociedad Castellonense de Cultura*, 7: 147-162.

- Royo y Gómez, J. 1927a. Comunicación sobre el viaje realizado a Francia e Inglaterra, pensionado por la Junta de Ampliación de Estudios. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 27: 307-309.
- Royo y Gómez, J. 1927b. Sur le faciès Wealdien d'Espagne. *Comptes Rendus Sommaire des Séances de la Société Géologique de France*, 11: 125-128.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. y Santos-Cubedo, A. 1998. Un húmero de iguanodóntido (Ornithischia: Ornithopoda) del Cretácico inferior (Aptiense) de Morella (Castellón, España). *Geogaceta*, 24: 279-282.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. 2001. Dinosaurios hipsilofodóntidos (Ornithischia: Ornithopoda) en la Península Ibérica. I Jornadas internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno, Salas de los Infantes, 175- 266.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Pereda Suberbiola, X y Company, J. 2003a. Juan Vilanova, José Royo y Gómez, y los dinosaurios de Morella en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Morella, 150-151.
- Ruiz Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Cuenca Bescós, G. 2003b. Vallipón, el yacimiento con vertebrados del Cretácico Inferior más completo de Europa. *El Masino*, 264: 17-18.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Aureli, M., Bádenas, B., Barco, J.L., Cuenca-Bescós, G. y Ipas, J. 2004. Estado de las investigaciones sobre vertebrados del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Galve (Teruel). *Estudios Geológicos*, 60: 179-202.
- Salas, R. and Guimerà, J. 1996. Rasgos estructurales principales de la cuenca cretácica inferior del Maestrazgo (Cordillera Ibérica oriental). *Geogaceta* 20, 1704-1706.
- Salas, R., Martín-Closas, C., Querol, X., Guimerà, J. y Roca, E. 1995. Evolución tectonosedimentaria de las cuencas del Maestrazgo y Aliaga-Penyagolosa durante el Cretácico Inferior. In: R. Salas y C. Martín-Closas (coord.) *El Cretácico Inferior del Nordeste de Iberia*. Publicacions Universitat de Barcelona, 13-94.
- Salas, R., Colombo, F., Gámez, D., Gómez, B., Gasulla, J.M., Martín-Closas, C., Moratalla, J., Panciotti, P., Querol, X. y Solé de Porta, N. 2003. Guía de la Excursión. XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Morella, 31 pp.
- Santafé, J. 1978. Campanyes de Morella. *Butlletí Informació del Institut de Paleontologia de Sabadell*, 10: 26-27.
- Santafé, J.V. y Casanovas, M.L. 1979. Situación estratigráfica de los yacimientos de dinosaurios del Levante Español. *Butlletí Informació del Institut de Paleontologia de Sabadell*, 11: 29-33.
- Santafé-Llopis, J.V. y Casanovas-Cladellas, M.L. 2009. Las excavaciones del Institut de Paleontologia "Miquel Crusafont" de Sabadell en Morella y la monografía de 1982, in Poza, B., Santos-Cubedo, A., Vila, B. y Sunyer, M. (Eds.), *Dinosaurios, lagartos terriblemente grandes, un paseo por la exposición. EDC Natura – Fundación Omacha*, Castellón, 47-50.
- Santafé, J.V., Casanovas, M.L., Sanz, J.L. y Calzada, S. 1979. Los Dinosaurios de Morella (Nota preliminar). *Acta geológica hispánica*, 5: 149-154.
- Santafé, J.V., Casanovas, M.L., Sanz, J.L. y Calzada, S. 1982a. Geología y Paleontología (Dinosaurios) de las Capas Rojas de Morella (Castellón, España). *Diputación Provincial de Castellón y Diputación de Barcelona*, 169 pp.
- Santafé, J.V., Casanovas, M.L., Sanz, J.L. y Calzada, S. 1982b. Morella y su fauna fósil. *Diputación de Castellón*, 59 pp.

- Santisteban, C., Santos-Cubedo, A., Suñer, M. y Poza, B. 2009. Los yacimientos y la geología de la comarca de Els Ports. In: B. Poza, A. Santos-Cubedo, B. Vila y M. Sunyer (Eds.) *Dinosaurios, lagartos terriblemente grandes, un paseo por la exposición*. EDC Natura – Fundación Omacha, 55-59.
- Santisteban, C. de y Santos-Cubedo, A. 2009. The record of climate and eustatic changes during the Lower Cretaceous in the “Arcillas de Morella Formation” (Spain). In: P. Godefroit and O. Lambert (eds.), *Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: New Perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems*. Brussels, 86.
- Santos-Cubedo, A. y Suñer M. 2006. CSI Cincorres: presencia de dinosaurios en facies marinas. In: Libro de resúmenes del IV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP). Salamanca; 115-116.
- Santos-Cubedo, A., Galobart, A., Gaete, R. y Suñer, M. 2003. Nuevos yacimientos de vertebrados del Cretácico Inferior de la Comarca de Els Ports (Castellón). En M.V. Pardo Alonso y R. Gozalo (Eds.): Libro de resúmenes de las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Morella, 156.
- Santos-Cubedo, A., Santisteban, C. de y Galobart, A. 2009a. New dinosaur findings from Arcillas de Morella Formation (Spain). *Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: New Perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems*, Brussels, p. 87.
- Santos-Cubedo, A., Suñer, M., Poza, B., Santisteban, C. de y Galobart, A. 2009b. New insights in taphonomy of the Ana site (Lower Cretaceous, Cincorres, Spain). *X International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*, Teruel, pp. 287-288.
- Santos-Cubedo, A., Poza, B., Suñer, M. y De Santisteban, C. 2010. New remains of a titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of Spain. *Program and Abstracts Journal of Vertebrate Paleontology*, Supplement to Number 30: 157A.
- Sanz, J.L., Casanovas, M.L. y Santafé, J.V. 1982. Paleontología. In: *Geología y Paleontología (Dinosaurios) de las Capas Rojas de Morella (Castellón, España)* (J.V. Santafé, M.L. Casanovas, J.L. Sanz. y S. Calzada). Diputación Provincial de Castellón y Diputación de Barcelona, 69-169 pp.
- Sanz, J.L., Santafé, J.V. y Casanovas, M.L. 1983. Wealden Ornithopod dinosaur *Hypsilophodon* from the Capas Rojas Formation (Lower Aptian, Lower Cretaceous) of Morella, Castellón, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 3: 39-42.
- Segura y Barreda, J. 1868. Morella y sus aldeas. Tomo 2. Imp. De F. Javier Soto. Morella, 490 pp.
- Sos Baynat, V. 1987. Epistolario de José Royo Gómez. Su labor geológica en Colombia y en Venezuela. *Boletín de la Sociedad Castellonense de Cultura*. Tomo LXIII. In: C. Dieguez, A. Perejón, J. Truyols (Coord.) *Homenaje a José Royo Gómez 1895 – 1961*. Monografies Consell Valencià de Cultura, 45-63.
- Suñer, M. y Santos-Cubedo, A. 2006. Dos dientes de terópodo del yacimiento Ana (Cretácico inferior, Cincorres, Castellón). *IV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, Salamanca, pp. 109.
- Suñer, M., Santos-Cubedo, A., Gaete, R. y Galobart, A. 2003. El yacimiento Ana (Cretácico Inferior, Cincorres, Castellón). En M.V. Pardo Alonso y R. Gozalo (Eds.): Libro de resúmenes de las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Morella, 165.
- Suñer, M., Poza, B., Vila, B. y Santos-Cubedo, A. 2008. Síntesis del registro fósil de dinosaurios en el Este de la Península Ibérica. *Palaeontologica Nova* 8: 397-420.
- Torcida, F. 2006. Restos directos de dinosaurios en Burgos (Sistema Ibérico): un balance provisional. *III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes, Burgos. *Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas, C.A.S.* 105-128.

- Torcida, F., Canudo, J.I., Huerta, P., Izquierdo, L.A., Montero, D., Contreras, R., Pérez, G., Urién, V. 2009. Primeros datos sobre las vértebras caudales del saurópodo de El Oterillo II (Formación Castrillo de la Reina, Barremiense superior – Aptiense, Cretácico Inferior, Salas de los Infantes, España). *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes, Burgos. Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas, C.A.S. 311-319.
- Verdú, F.J., Royo-Torres, R., Cobos, A., Alcalá, L. 2015. Perinates of a new species of (Ornithischia: Ornithopoda) from the lower Barremian of Galve (Teruel, Spain). *Cretaceous Research*, 56: 250-264.
- Vila, B., Fortuny, J., Furió, M. y Santisteban, C. de 2008. La distribución geográfica y temporal de los dinosaurios en el levante peninsular. In: B. Poza, A. Galobart, M. Suñer y M.E. Nieto (eds.) *Dinosaurios del Levante Peninsular*, 210-229.
- Vilanova y Piera, J. 1872. *Compendio de Geología*. Imprenta de Alejandro Gómez Fuentenebro, Madrid, 588 pp.
- Vilanova y Piera, J. 1873. Sesión del 5 de febrero de 1873. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, Actas, 2: 8.
- Vilanova y Piera, J. 1878. *Tratado de geología*. Montaner y Simon, editores. Barcelona.
- Villanueva-Amadoz, U., Santisteban, C. y Santos-Cubedo, A. 2014. Age determination of the Arcillas de Morella Formation (Maestrazgo Basin, Spain), *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, DOI: 10.1080/08912963.2013.874422, 1-9.
- Vullo, R., Buscalioni, A.D., Marugán-Lobón, J. y Moratalla, J.J. 2009. First pterosaur remains from the Early Cretaceous Lagerstätte of Las Hoyas, Spain: Palaeoecological significance. *Geological Magazine* 146: 931-936.
- Weishampel, D.B.; Barrett, P.M.; Coria, R.A.; Le Loeuff, J.; Xing, X.; Xijin, Z.; Sahni, A.; Goman, E.M.P.; Noto C.R. 2004. Dinosaur Distribution. In: D. B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmolska (eds.): *The Dinosauria*, 2nd edition University of California Press, Berkeley, 517-606.
- Yagüe, P., Upchurch, P., Sanz, J.L. y Gasulla, J.M. 2001. New Sauropod material from the Early Cretaceous of Spain. 49 Annual Symposium of Vertebrate Paleontology and Comparative Anatomy, Yorkshire Museum.
- Yagüe, P., Ortega, F., Noe, L.F., Gasulla, J.M. y García, M.D. 2003. Reptiles marinos (Plesiosauria) del Aptiense inferior de Morella (Castellón). *Ciencias de la Tierra* 26: 399-404.



CAPÍTULO 2: Materiales y métodos

Figura 2.1. Yacimiento CMP-5. Conjunto de restos esqueléticos.

2.1. MATERIALES

Los materiales estudiados en esta memoria de tesis corresponden exclusivamente a restos fósiles localizados en los distintos yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta (Morella, Castellón). Todos los yacimientos localizados están incluidos en la Formación Arcillas de Morella, de edad Barremiense superior (Cretácico Inferior).

Todos los fósiles se encuentran depositados en dos instituciones: el Museo Temps de Dinosaurios de Morella, dependiente del Ayuntamiento de Morella, y el Museo de la Valltorta de la localidad de Tirig (Castellón), dependiente de la Conselleria de Educación, Cultura y Deportes (Generalitat Valenciana). No obstante, algunos restos fósiles, dependientes del Museo de la Valltorta, se encuentran en calidad de préstamo temporal en el Museo Paleontológico de Elche (MUPE).

Institución	Yacimiento	Material
Museo Temps de Dinosaurios de Morella	CMP-1	CMP-00/1
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón)	CMP-2	CMP-2/145, CMP-2/175, CMP-2/223
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón)	CMP-3, CMP-3c, CMP-3b,	CMP-3/119, CMP-3/141, CMP-3/182, CMP-3/196, CMP-3/360, CMP-3/369, CMP-3/370, CMP-3/532, CMP-3/538, CMP-3/588, CMP-3/648, CMP-3/649, CMP-3/746, CMP-3/747, CMP-3/748, CMP-3/749, CMP-3/758, CMP-3/759, CMP-3/760, CMP-3/790, CMP-3/791, CMP-3/853, CMP-3/896, CMP-3/897, CMP-3/935, CMP-3/970, CMP-3/971, CMP-3/1012, CMP-3/1078, CMP-3/1079, CMP-3b/7, CMP-3b/8, CMP-3b/9, CMP-3b/181, CMP-3c/122, CMP-3b/158, CMP-3b/190, CMP-3b/204, CMP-3c/291, CMP-3c/293
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón) y Museo Paleontológico de Elche (Alicante)	CMP-5	CMP-5/01, CMP-5/02, CMP-5/03, CMP-5/04, CMP-5/08, CMP-5/09, CMP-5/10, CMP-5/11, CMP-5/12, CMP-5/13, CMP-5/14, CMP-5/15, CMP-5/17, CMP-5/18, CMP-5/19, CMP-5/20, CMP-5/23, CMP-5/25, CMP-5/26, CMP-5/27, CMP-5/28, CMP-5/29, CMP-5/30, CMP-5/31, CMP-5/38, CMP-5/48, CMP-5/49, CMP-5/51, CMP-5/52, CMP-5/53, CMP-5/56, CMP-5/57, CMP-5/58, CMP-5/59, CMP-5/60, CMP-5/61, CMP-5/63, CMP-5/64, CMP-5/66, CMP-5/69, CMP-5/70, CMP-5/79, CMP-5/95, CMP-5/96, CMP-5/97, CMP-5b/46
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón)	CMP-6	CMP-6/1, CMP-6/2, CMP-6/3, CMP-6/4, CMP-6/12

Tabla 2.1. Relación del material estudiado en la presente memoria de tesis.

Institución	Yacimiento	Material
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón)	CMP-8	CMP-8/1, CMP-8/2, CMP-8/3, CMP-8/4
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón)	CMP-9	CMP-9/37, CMP-9/49
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón)	CMP-10	CMP-10/01, CMP-10/02, CMP-10/03, CMP-10/04, CMP-10/05, CMP-10/06, CMP-10/07, CMP-10/08, CMP-10/09, CMP-10/10
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón)	CMP-11	CMP-11/1, CMP-11/2, CMP-11/3, CMP-11/4, CMP-11/5, CMP-11/6, CMP-11/7, CMP-11/8, CMP-11/9, CMP-11/10
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón)	CMP-MS-0	CMP-MS-0/01, CMP-MS-0/02, CMP-MS-0/03, CMP-MS-0/05, CMP-MS-0/22, CMP-MS-0/24, CMP-MS-0/25, CMP-MS-0/30, CMP-MS-0/31, CMP-MS-0/35
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón)	CMP-MS-1	CMP-MS-3, CMP-MS-26, CMP-MS-28, CMP-MS-40, CMP-MS-48, CMP-MS-49, CMP-MS-80, CMP-MS-99, CMP-MS-108, CMP-MS-113, CMP-MS-120, CMP-MS-164, CMP-MS-167, CMP-MS-179, CMP-MS-181, CMP-MS-182, CMP-MS-196
Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón)	CMP-MS-2	CMP-MS-02/01, CMP-MS-02/02, CMP-MS-02/03, CMP-MS-02/04, CMP-MS-02/05, CMP-MS-02/06, CMP-MS-02/08, CMP-MS-02/09, CMP-MS-02/14, CMP-MS-02/16, CMP-MS-02/17, CMP-MS-02/18, CMP-MS-02/19, CMP-MS-02/22, CMP-MS-02/23, CMP-MS-02/30, CMP-MS-02/31, CMP-MS-02/32, CMP-MS-02/33

Tabla 2.1. Relación del material estudiado en la presente memoria de tesis.

2.2. MÉTODOS

Desde la apertura de la cantera en el Mas de la Parreta (Morella) se ha llevado a cabo un control paleontológico permanente de las labores mineras de extracción. El control ha consistido básicamente en la investigación de campo de toda la zona de explotación minera. Esta investigación implica la revisión del conjunto de la superficie cobertera, la documentación de los frentes y bancos extractivos, la revisión de las zonas de acopio y escombrera, y la revisión de las zonas de restitución y restauración.

Para el hallazgo y extracción de los materiales paleontológicos de los diferentes yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta se han utilizado varios métodos: prospección y revisión de los acopios y escombreras, revisión de la matriz extraída y depositada en lugares habilitados, seguimiento de los vaciados realizados por la maquinaria de la cantera y excavación sistemática de los afloramientos localizados.

Cuando el material paleontológico se ha localizado en su lugar de origen, se ha hecho una intervención sistemática. Antes de comenzar la excavación, se han realizado unos pasos previos:

- Garantizar la cobertura económica por parte del promotor Arcillas Vega del Moll, S.A., que permitiese financiar los gastos derivados de la actividad.
- Realización de los trámites burocráticos, es decir, la comunicación de la actividad a las partes interesadas (empresa, Ayuntamiento y Dirección General de Patrimonio) y la solicitud de permisos necesarios.

- Selección del personal cualificado para el desarrollo de la actividad.
- Planificación de la campaña, confeccionando un calendario de actividad en el yacimiento, lista de materiales necesarios, etc. Antes de la realización de la actuación en el campo, se ha efectuado un estudio del contexto geológico y paleontológico con toda la información posible sobre la zona en la que se encuentra el yacimiento.

La metodología aplicada en la excavación es la propia en este tipo de intervenciones con restos de macrovertebrados: excavación sistemática del área fosilífera con registro topográfico (planimetría, documentación fotográfica, cuaderno de campo) y estratigráfico. Los ejemplares son extraídos previa liberación parcial de la matriz, protección con un consolidante reversible (Paraloid) y pequeñas fijaciones del material con adhesivos (acetatos de polivinilo y cianocrilatos). La extracción de los ejemplares se realiza tras su consolidación, bien directamente separando el material de la matriz o, cuando ha sido necesario, mediante la incorporación de armazones externos rígidos fácilmente eliminables en laboratorio (según los casos: gasas impregnadas en Paraloid o en escayola, o mediante la proyección de poliuretano expansible). Esta metodología se ha aplicado en los yacimientos CMP-2, CMP-4, CMP-5, CMP-7, CMP-8, CMP-9, CMP-10, y parcialmente en CMP-11 y CMP-MS-01.

Cuando el material paleontológico se ha localizado *ex situ* por el arranque de un fragmento de la matriz fosilífera por la maquinaria, se ha realizado una revisión sistemática de dicha matriz. Previamente a la revisión, se fija la localización geográfica y estratigráfica del material. La matriz se traslada fuera de los frentes extractivos, en lugares habilitados para su revisión. A partir de aquí, la metodología es la misma que en una excavación. Esta metodología se ha aplicado en los yacimientos CMP-1, CMP-3, 3b y 3c, CMP-6, y parcialmente en CMP-11, CMP-MS-02, CMP-MS-03 y CMP-MS-04.

Otra forma de localización de materiales paleontológicos ha sido a través de la revisión de los acopios y escombreras. Esta forma de revisión ha permitido la localización de restos aislados fuera de contexto estratigráfico que han sido listados como CMP-0 y CMP-MS-0.

Durante los diferentes métodos de intervención se han usado las herramientas manuales adecuadas, así como en algunos casos, herramientas mecánicas (martillo neumático, retroexcavadora o pala cargadora). Se han seguido las normas de seguridad que establece la ley. Generalmente, el lugar de la excavación no reviste una especial peligrosidad, por lo que no se precisan medidas de seguridad e higiene extremas. El Equipo de Protección Individual (EPI) está compuesto por:

- Casco y chaleco reflectante.
- Gafas especiales de protección.
- Guantes.
- Teléfono móvil.
- Ropa y calzado adecuado para llevar a cabo el trabajo en el campo.

Además de la investigación de campo, también se han realizado labores de gabinete de preparación y estudio de algunos materiales paleontológicos. Para estos trabajos se ha utilizado la torre del Sol o de Fredes, del recinto amurallado de Morella. El Ayuntamiento de Morella permitió que las salas de esta torre se utilizasen para el almacenaje de los materiales paleontológicos, además de disponer de un precario gabinete de preparación. Este gabinete ha contado con una mesa de trabajo, una lupa de luz fría, instrumental para la preparación (vibroincisor, punzones, agujas, pinzas, cepillos, martillos, etc.) y productos para la preparación y conservación (consolidantes,

pegamentos, disolventes, etc.). Los materiales se han almacenado en algunas estanterías y en cajas de plástico hasta su depósito definitivo en el Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón).

Las descripciones de los distintos elementos osteológicos siguen una estructura semejante a la realizada por otros autores (Norman, 1980, 1986; McDonald *et al.*, 2012). En los elementos craneales y postcraneales se sigue el eje anteroposterior y dorsoventral. En el cráneo se describen en primer lugar los elementos craneales y a continuación los elementos mandibulares. Los términos utilizados para la dentición son: mesial, distal, lingual y labial. Para el resto de elementos craneales y postcraneales, anterior, posterior, medial y lateral. En cuanto a los elementos postcraneales se ha seguido el patrón descriptivo siguiente: esqueleto axial, cintura escapular, extremidad anterior, cintura pélvica y extremidad posterior.

A continuación se ha realizado un análisis comparativo del material estudiado con los distintos taxones relacionados filogenéticamente, incidiendo en los descritos en las distintas formaciones del Cretácico Inferior europeo occidental. Para los análisis filogenéticos se ha seguido el método de la Sistemática filogenética o Cladística, aplicando los programas informáticos actuales de procesamiento de los descriptores morfológicos, previamente polarizados e incluidos en una matriz de taxones x caracteres.

2.3. ABREVIATURAS ANATÓMICAS

4°t , cuarto trocánter	d , dientes
ac , acetábulo	de , dentículos
al , alvéolos	dir , depresión circular irregular
as , astrágalo	ea , escotadura acetabular
bpt , base del pequeño trocánter	ep , epipófisis
cc , costilla cervical	fa , fosa anteorbital
ccn , cresta cnemial	far , faceta articular
cf , cabeza femoral	fc , foramen coracoidal
cfi , cresta fibular	fdi , fragmentos de dientes
cg , cavidad glenoidea	fh , faceta hemal
ci , canal intercondilar	fmcll , faceta metacarpal II
cin , cóndilo interno	fn , forámenes nutricios
cl , cóndilo lateral	fob , foramen obturador
cm , cóndilo medial	fra , faceta radio
cn , canal neural	fta , fusión tibia-astrágalo
cp , cresta primaria	gt , gran trocánter
crl , cresta longitudinal	he , hoja escapular
crm , cresta medial	hic , hendidura intercondilar
cs , cresta secundaria	la , lámina acetabular
csa , cresta suprastragalar	lpod , lámina postzigadiapofisial
ct , cresta terciaria	lprd , lámina prezigadiapofisial

mde , marcas de descarnación	ppp , proceso prepúbico
mcl , metacarpal I	ppr , proceso preacetabular
ml , maleolo lateral	prz , prezigapófisis
mm , maleolo medial	pt , proceso transversal
n , neurapófisis	ptu , proceso tubercular
pa , parapófisis	qc , quilla central
paa , proceso ascendente del astrágalo	r , raíz
pac , proceso acromial	ra , región acetabular
pc , proceso del coronoides	rd , receso dental
pca , proceso capitar	ri, ris , rama isquiática
pdi , proceso diapofisario	rp , ranura para el premaxilar
pec , proceso ectocondilar	rpa , recrecimiento patológico
pd , proceso dorsal	rpp , rama postpública
pil , pedicelo o proceso ilíaco	rpu , rama pública
pis , pedicelo isquiático	rsn , rugosidades de sutura neurocentral
ple , peurocelo	sa , surco articular
ply , proceso lateral yugal	si , surco intercondilar
pm , pequeño trocánter	spa , superficie para el proceso ascendente del astrágalo
pob , proceso obturador	ss , sutura escapular
poz , postzigapófisis	su , sun, surco ungueal
pp , pedicelo púbico	vds , vértebra dorso-sacral
ppa , proceso preacetabular	
ppoa , proceso postacetabular	

2.4. ABREVIATURAS INSTITUCIONALES

CSIC , Consejo Superior de Investigaciones Científicas (Madrid, España)
ICP , Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (Sabadell, España)
IRSNB , Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique (Bruselas, Bélgica)
IVC+R , Instituto Valenciano de Conservación y Restauración de Bienes Culturales (Castellón de la Plana, España)
MNCN , Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid, España)
MUPE , Museo Paleontológico de Elche (Elche, España)
NHMUK , Natural History Museum, London (Gran Bretaña)
UAM , Universidad Autónoma de Madrid (España)
UNED , Universidad Nacional de Educación a Distancia (Madrid, España)

2.5. REFERENCIAS

- Norman, D.B. 1980. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* of Bernissart (Belgium). Mémoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 178. 103 pp.
- Norman, D.B. 1986. On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithopoda). Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique: Sciences de la Terre, 56: 281-372.
- McDonald, A.T., Bird, J., Kirkland, J.I., Dodson, P. 2012. Osteology of the Basal Hadrosauroid *Eolambia caroljonesa* (Dinosauria: Ornithopoda) from the Cedar Mountain Formation of Utah. PLoS ONE 7(10): 1-38.



CAPÍTULO 3: Los yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta y su fauna no dinosauriana

Figura 3.1. Vista General de la Cantera del Mas de la Parreta desde el tossal del Mas de Sabater

3.1. LOS YACIMIENTOS DE LA CANTERA DEL MAS DE LA PARRETA

Como se ha indicado anteriormente la Cantera del Mas de la Parreta es una mina a cielo abierto de extracción de arcillas para uso cerámico. La intervención se ha producido en más de 10 ha. de terrenos de las masías colindantes que son: Macià Querol, La Parreta y Sabater. El camino asfaltado de la Vega del Moll es el límite meridional de la explotación y las colinas de la Sierra del Aguila, el límite septentrional (Fig. 3.2). El producto comercial que se obtiene en la mina es la arcilla, componente litológico mayoritario de la Formación Arcillas de Morella. El tramo en explotación de dicha Formación es la asociación de facies correspondiente a una llanura fangosa, limitada por un sistema fluvial efímero multiepisódico con influencia mareal a muro y por una llanura mareal siliciclástica marcada por una superficie de transgresión a techo (Gàmez *et al.*, 2003).



Figura 3.2. Vista aérea de la Cantera del Mas de la Parreta con las distintas fases extractivas más la ampliación del Mas de Sabater. Imágenes ©2015 Cnea/Spot Image, DigitalGlobe, Landsat, Datos del mapa ©2015 Google, Inst. Geogr. Nacional.

Los trabajos de control paleontológico han permitido la localización de 15 yacimientos diferentes (Fig. 3.3). Su distribución espacial y estratigráfica es amplia dentro de los límites de la explotación. Además de estos yacimientos, las labores de seguimiento han permitido la recuperación de diversos materiales fósiles aislados, localizados en los acopios, en las escombreras o en las torrenteras. Los yacimientos, dadas las características de una explotación minera, han desaparecido en su totalidad. Algunos de ellos han podido ser excavados *in situ* de forma sistemática. En los otros, los materiales fósiles se han hallado tras la extracción de la matriz mineral por la maquinaria excavadora. En estos casos, la matriz se ha depositado fuera del frente extractivo en una zona habilitada para los trabajos de investigación. La enumeración de los yacimientos tiene un orden correlativo relacionado con la localización temporal.

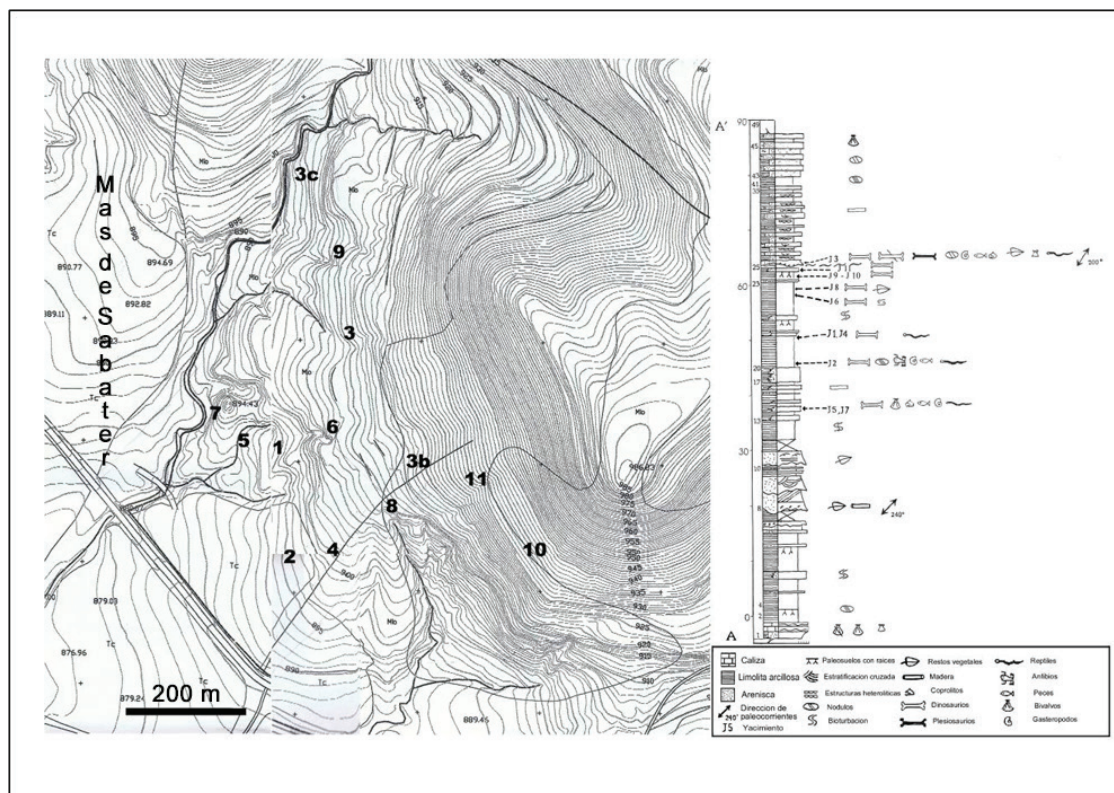


Figura 3.3. Situación geográfica y estratigráfica de los yacimientos de la Cantera Mas de la Parreta (CMP). La columna estratigráfica modificada de Gámez et al., 2003.

3.1.1. YACIMIENTO CMP-I

El yacimiento (Fig. 3.4) se localizó en junio de 2000, en la zona central de la primera fase de la explotación. Esta fase estaba situada en el bancal principal y cerros adyacentes de la masía Macià Querol, con los límites del barranco de Les Calaveres al oeste y la pared medianera de la citada masía y la masía de La Parreta al este. La investigación de campo, tanto del punto de origen como de la matriz mineral extraída, terminó en septiembre de 2000, dándose el yacimiento por agotado.

Los restos se hallaron en una subfacies de limolitas grises-verdes arcillosas, limitada por una potente capa de limolitas arcillosas rojas a muro y limolitas arcillosas rojas con intercalaciones verdosas y colores abigarrados (violeta, amarillo, verde) a techo. La fina litología, el color gris verdoso, las partículas carbonosas y micas y su disposición horizontal sugieren ambientes acuáticos de muy poca energía y reductores. Por esto se plantea una sedimentación en una pequeña laguna o charca alimentada periódicamente por aportes terrígenos, y cuyas condiciones físico-químicas (reductoras y agua dulce) no facilitaban la presencia de organismos vivos (siguiendo a Santafé et al., 1982a).

La subfacies con los restos fósiles se disponía de forma lenticular, como ocurre en algunas subfacies del mismo tipo. Estaba orientada de este a oeste y tenía una potencia máxima de 90 cm. Los restos hallados *in situ* estaban desarticulados, de forma similar a otros yacimientos de la zona como el de Masía Romeu (Santafé et al., 1982b).

Se localizaron 89 fósiles o fragmentos en su mayoría pertenecientes, probablemente, a un único ejemplar de un dinosaurio ornitópodo, ya que no se encontraron elementos esqueléticos repetidos. Entre ellos se puede destacar un fémur izquierdo completo, un fragmento de húmero y vértebras cervicales y caudales. Además, aparecieron restos de otros vertebrados: un posible astrágalo de terópodo, placas osteodérmicas de cocodrilos, fragmentos de placas de tortugas y pequeños coprolitos.



Figura 3.4. Yacimiento CMP-I. Situación geográfica y estratigráfica. Escala 2 m.

3.1.2. YACIMIENTO CMP-2

El yacimiento (Fig. 3.5) se localizó en octubre de 2000, en la parte oriental del área de explotación del bancal de la masía Macià Querol cercano al linde con la masía La Parreta muy cerca de la capa superficial de tierra vegetal. La investigación de campo terminó en febrero de 2001, dándose el yacimiento por agotado.

La capa fosilífera era de arcillas rojas, verdosas y abigarradas y los materiales fósiles eran, en general, de pequeño tamaño o bien restos muy fragmentados. Sedimentológicamente se podía interpretar como un posible canal de evacuación donde el material se depositó suavemente aunque las condiciones fueron de débil arrastre. Se realizó una cuadrícula de prospección sistemática de 6x5 m siguiendo la capa fosilífera. Dicha capa presentaba una potencia de unos 50 cm. No se amplió la cuadrícula porque fuera de la misma ya no se lograron localizar más restos. Tanto en la capa inferior como la superior no aparecieron materiales fósiles.

Se localizaron 224 fósiles o fragmentos, en su mayor parte, de pequeño tamaño. Aunque es necesario un estudio en profundidad de todos los restos localizados, en una primera valoración

se puede recalcar el elevado número de piezas dentales de dinosaurios ornitópodos y terópodos. También se recuperaron piezas dentales de cocodrilos atribuibles a dos géneros diferentes del grupo de neosuquios no Eusuchia, *Bernissartia* y *Goniopholis*. Otros restos interesantes fueron placas del plastrón y huesos apendiculares de tortugas, una vértebra de un reptil escamoso, placas osteodérmicas de cocodrilos y huesos de anuros. Además, en el sector noroeste de la cuadrícula se localizó una pequeña acumulación de restos consistentes en una fíbula izquierda completa, un fragmento de dentario, varias costillas, varios dientes mudados y muy desgastados y un fragmento de ligamento osificado. Todos estos restos son atribuibles a un ornitópodo que, por sus características comunes comparables (Norman, 1980; Sanz et al., 1982), preliminarmente podrían asignarse a un *Styracosterna* “*iguanodontoideo*” (*sensu* Norman, 2015), probablemente emparentado con el género *Iguanodon*.

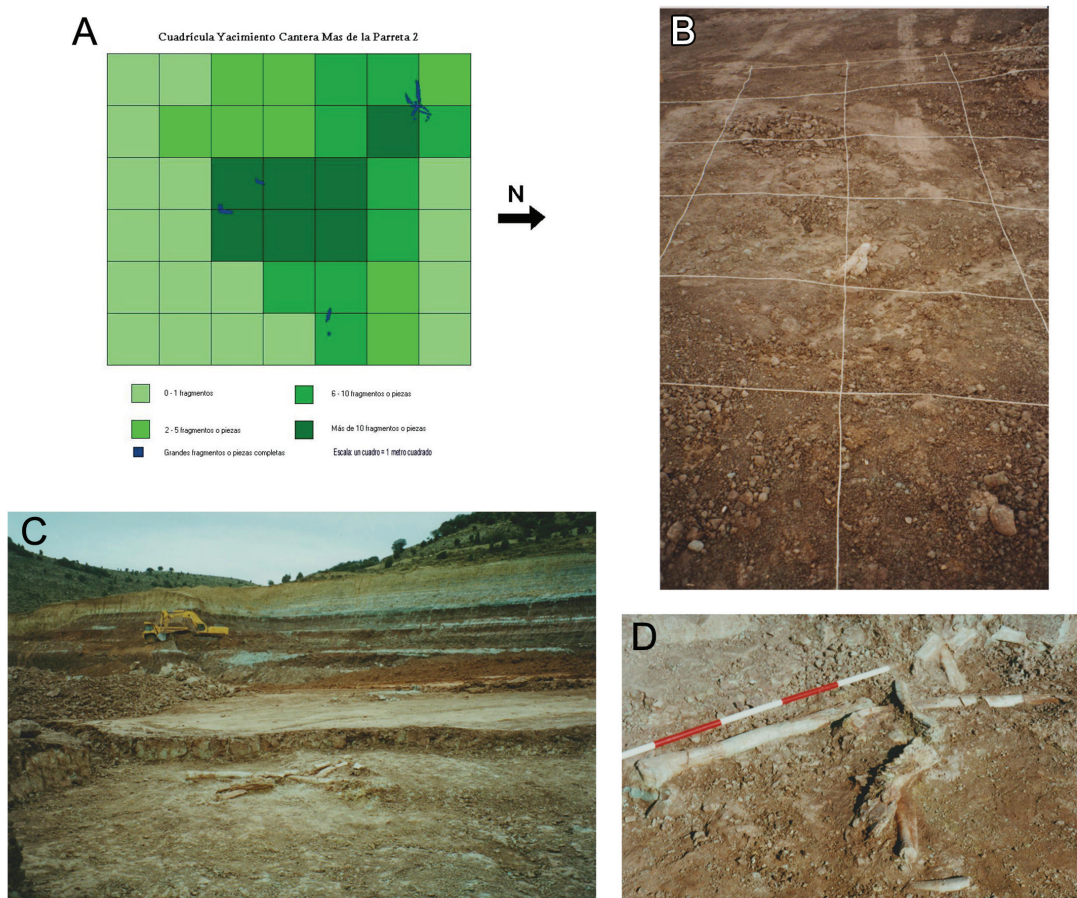


Figura 3.5. Yacimiento CMP-2. A: cuadrícula del yacimiento. B: parte central de la cuadrícula con resto indet. C: situación geográfica y estratigráfica. D: conjunto de restos, escala: 1 m.

3.1.3. YACIMIENTO CMP-3, CMP-3B Y CMP-3C

Los primeros restos se localizaron en octubre de 2000 y la recuperación de materiales se ha prolongado hasta el año 2010. La causa de esta duración fue que la matriz se extrajo a medida que se penetraba en las capas del cerro o “tossal” de la Parreta. Luego la matriz se depositaba para su revisión y estudio en zonas habilitadas de la cantera, alejadas de los frentes extractivos. La obtención de materiales paleontológicos se aceleró con la activación de las fases segunda y

tercera del plan de explotación minera, ya que al intervenir en las vertientes oeste y sur del tossal de La Parreta, permitieron acceder a la capa de conglomerados. En la duración de los trabajos de hallazgo de fósiles también influyó, en algunos casos, la fuerte compactación y dureza de la cementación de la matriz.

CMP3 se localizó en primer lugar. Estaba situado en la parte central de la cuadrícula minera en el límite nordeste, en la base de la ladera suroeste del tossal de la Parreta. CMP-3b se localizó en septiembre de 2002, cercano al primero, aproximadamente a unos 30 metros en dirección sureste, hacia la masía de La Parreta. CMP-3c se localizó en noviembre de 2002, al otro lado del yacimiento CMP-3, pegado al barranco de Les Calaveres, que desciende desde la masía Macià Querol, en la esquina noroeste de la cuadrícula extractiva (Fig. 3.6).

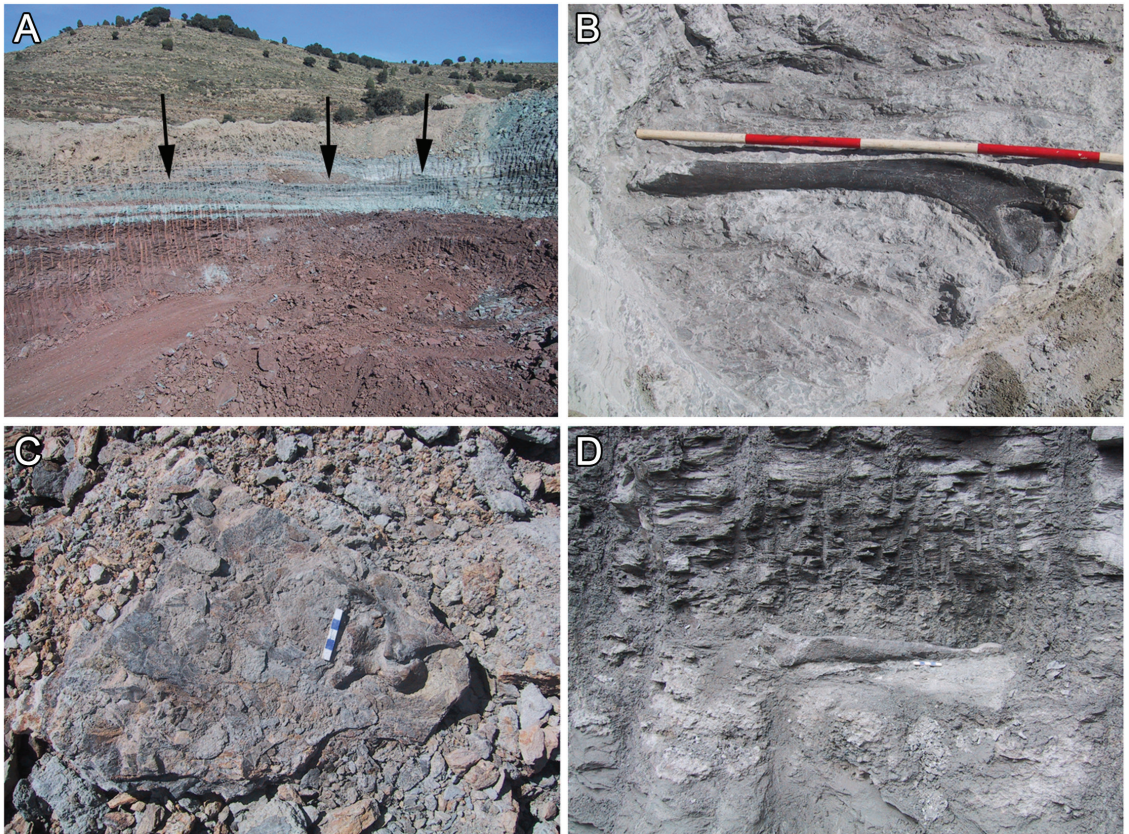


Figura 3.6. Yacimientos CMP-3, CMP-3b y CMP-3c. A: Corte estratigráfico, las flechas indican la posición de CMP-3c. B: Costilla de saurópodo (CMP-3), escala: tramos de 20 cm. C: Vértebra de terópodo (CMP-3b), escala: 10 cm. D: Tibia de terópodo (CMP-3c), escala: 10 cm.

La subdivisión de este yacimiento se debe a que son tres zonas paleontológicas separadas entre sí, pero que presentan las mismas condiciones deposicionales, se encuentran en el mismo nivel estratigráfico y son diferentes al resto de yacimientos localizados en la cantera. CMP-3, CMP-3b y CMP-3c están asociados a cuerpos lenticulares de conglomerados de orientación E-W que se extienden en dirección N-S. Estos depósitos se vinculan a canales fluviales, localizados en niveles transicionales desde una llanura fangosa (limonitas rojas) a una llanura mareal siliciclástica (areniscas grises y amarillas), desarrollados en un ciclo transgresivo (Salas *et al.*, 2003; Gàmez *et al.*, 2003).

El registro fósil de este yacimiento es muy numeroso, habiéndose localizado más de 2000 restos de vertebrados, tanto terrestres como marinos. También se han podido constatar restos de flora (palinomorfos, cutículas, troncos y carbones), que han permitido un estudio paleobotánico del yacimiento (Martín-Closas y Gómez, 2003; Salas *et al.*, 2003). También son muy numerosos los restos de invertebrados, en su mayor parte correspondientes a moldes de moluscos bivalvos y gasterópodos.

Dentro del conjunto de vertebrados se han podido determinar varios grupos. Los peces están representados por restos de elasmobranquios hibodóntidos (dientes y espinas craneales y dorsales), semionotiformes (dientes y escamas) y picnodontiformes (dientes). Se han podido identificar, de manera preliminar, cuatro taxones de tortugas a partir de restos desarticulados y parcialmente articulados, fundamentalmente del caparazón (Ortega *et al.*, 2006; Pérez García *et al.*, 2008). Además se ha localizado un caparazón casi completo de un nuevo taxón de tortuga *Brodiechelys royo* Pérez-García, Gasulla, Ortega, 2014a. Los restos más comunes asignados a cocodrilos son placas dérmicas, huesos postcraneales (vértebras y elementos apendiculares) y dientes (cerca de 600 piezas dentales de tres morfotipos), lo que permite distinguir dos representantes de cocodrilos neosquios no *Eusuchia* (*Goniopholis* y *Bernissartia*) y un cocodrilo atoposáurido cercano a *Theriosuchus* (Sastre García, 2007). Es muy notable la existencia de restos de plesiosaurios en este yacimiento y alcanza mayor importancia si, además, tenemos en cuenta que este grupo es muy escaso en el Cretácico peninsular. Los restos de este grupo de reptiles marinos están compuestos por dientes (40) y vértebras (32). Con algunos de ellos se realizó un primer estudio (Yagüe *et al.*, 2003), aunque posteriormente se realizó una primera revisión (Jorquera Grau, 2010). También se han atribuido dos piezas dentales a pterosaurios (Gasulla *et al.*, 2012).

El grupo más diverso de este yacimiento es el de los dinosaurios, de los que se reconocen restos de terópodos, saurópodos, tireóforos y ornitópodos. Los restos de terópodos corresponden a dientes y elementos postcraneales asignados a espinosaurios (Gasulla *et al.*, 2006; Canudo *et al.*, 2008; Gasulla *et al.*, 2009a), alosauroides y celurosaurios (Gasulla *et al.*, 2006). Los saurópodos están representados por elementos postcraneales (apendiculares, axiales y componentes de las cinturas) y por cuatro dientes, que son, hasta ahora, los únicos que se han localizado en todos los yacimientos de la Formación. Las características de algunos de los restos de saurópodos permiten asignarlos a un titanosauriforme cercano al género *Brachiosaurus* (Gasulla *et al.*, 2008). Los restos de tireóforos están compuestos, prácticamente en su totalidad, por elementos de la armadura dérmica (espinas dérmicas presacras y caudales, fragmentos del escudo sacropelvíco, varias placas crestadas y osículos dérmicos también crestados) y se han asignado al anquilosaurio *Polacanthus* (Gasulla *et al.*, 2011). Por último, los ornitópodos son el grupo de dinosaurios que cuenta con un mayor registro fósil en este yacimiento (más de 260 restos). No obstante los restos que podrían asignarse a formas basales de ornitópodos y al estiracosterno *Mantellisaurus* son muy escasos, restringiéndose a algunas vértebras y algún elemento apendicular. La mayor parte de los restos (aunque muchos no son diagnósticos y otros están en estudio) pueden ser preliminarmente atribuidos a formas emparentadas con el género *Iguanodon*, siendo esta asignación congruente con las realizadas en otros yacimientos de la cantera.

3.1.4. YACIMIENTO CMP-4

El yacimiento (Fig. 3.7) se localizó en mayo de 2001, en el límite oriental de la zona de explotación minera en su primera fase, a unos tres metros por debajo de la pared medianera de las masías Macià Querol y La Parreta. En julio del mismo año, parte del trabajo de campo se realizó con la colaboración de un equipo de la Universidad Autónoma de Madrid (José Luis Sanz, Francisco Ortega y Pilar Yagüe). Una de las tareas consistió en la realización de una momia

de poliuretano para proteger un conjunto de restos formado por un gran fragmento de tibia, un fragmento muy deteriorado de fíbula, una vértebra caudal situada en parte sobre la fíbula y fragmentos de costillas. Tras la intervención citada, se revisó pormenorizadamente la zona del yacimiento y las zonas adyacentes y no se localizaron más restos, por lo cual se dio el yacimiento por agotado en agosto de 2001.

El yacimiento se descubrió en una capa de arcillas rojas marmolizadas (colores abigarrados) que indican un suelo hidromorfo, posiblemente el fondo de una pequeña laguna o charca con vegetación acuática (Ramón Salas, com. pers.) y en el mismo nivel estratigráfico en el que se localizó el yacimiento CMP-I, aunque a una considerable distancia, por lo que no era probable su asociación.

Se localizaron 25 elementos identificables y 103 pequeños fragmentos o fragmentos muy deteriorados que impidieron en la mayoría de los casos una adscripción anatómica. De los restos identificables, se hallaron elementos craneales (hueso endocranial, hueso premaxilar y piezas dentales), elementos axiales (vértebras cervicales, una vértebra caudal anterior, fragmentos de costillas, ligamentos osificados) y elementos apendiculares (tibia, fíbula y un metatarsal III). Tafonómicamente, algunos elementos, especialmente las vértebras, presentan deformaciones como consecuencia de las compresiones fosildiagenéticas. El material en su mayor parte está sin preparar por lo que las interpretaciones son preliminares, aunque todo el conjunto fósil podría asignarse a un dinosaurio ornitópodo que, por comparativa con otros restos de la Formación Arcillas de Morella (Sanz *et al.*, 1982 y otros yacimientos de la cantera), tentativamente podría corresponder a un *Styracosterna* “*iguanodontoideo*” (*sensu* Norman, 2015), probablemente emparentado con el género *Iguanodon*.



Figura 3.7. Yacimiento CMP-4. Conjunto de restos (tibia, vértebra y costillas), escala: 15 cm.

3.1.5. YACIMIENTO CMP-5

El yacimiento (Fig. 3.8) se localizó en junio de 2001. Estaba situado geográficamente en la parte central de la zona de extracción de la primera fase. Con anterioridad, en el lugar se encontraban banales erosionados de la masía Macià Querol. El yacimiento fue excavado en su totalidad durante los meses del verano de 2001, con la colaboración del mismo equipo de la Universidad Autónoma de Madrid que intervino en el yacimiento CMP-4. Para la mejor preservación y extracción de algunas piezas se realizaron momias de poliuretano. Los trabajos de campo se terminaron en septiembre de 2001, al comprobar la ausencia de materiales fósiles en las ampliaciones laterales de la cuadrícula excavada, dándose por agotado el yacimiento.

Estratigráficamente, se situaba en la parte media de la secuencia, como en el resto de yacimientos de la cantera, por encima de las facies arenosas de relleno de canal que formaban un sistema fluvial efímero multiepisódico con influencia mareal, y que se intercalaba en las facies de limolitas arcillosas rojas que formaron la llanura fangosa (Salas *et al.*, 2003). Este sistema formado por un potente paquete arenoso (aproximadamente 10 m de espesor) era el límite inferior de la explotación minera, descartándose, por poco rentable, el paquete de arcillas que se localizan por debajo. La litología del yacimiento corresponde básicamente a limolitas arcillosas rojas mezcladas con limolitas arenosas verdiazules que generaban una fuerte compactación litológica además de una excelente preservación de los fósiles. Estas facies estarían ligadas a un canal con corriente de agua de poca energía.

Desde el punto de vista tafonómico, la mayor parte de los restos corresponderían a la carcasa de un único individuo junto con elementos aislados de otros vertebrados y moldes de invertebrados acuáticos. Esto implicaría una deposición en un ambiente con, al menos, una mínima lámina de agua. Los elementos esqueléticos de la carcasa aparecieron totalmente desarticulados y dispersados, en parte como consecuencia de flujos de acarreo y transporte, aunque sin una orientación preferencial. La horizontalidad de los restos respecto al plano de estratificación es casi total, no habiendo indicios de que los huesos y otros fósiles pudieran estar fuera de la posición estratigráfica original. El grado de abrasión es muy bajo y muchas roturas y fisuras de los huesos tienen rellenos de la matriz y generalmente son perpendiculares al eje longitudinal, por lo que fueron producidas por procesos fosildiagenéticos tras su mineralización. Otras roturas y fisuras se produjeron durante el proceso de extracción.

Se recuperaron 178 fósiles o fragmentos identificables, así como 65 fragmentos sin identificar. La mayor parte de los restos corresponden a un solo individuo, ya que no aparecieron elementos repetidos. Los restos de la carcasa corresponden a un dinosaurio ornitópodo. También fueron localizados otros restos, como moldes de bivalvos y gasterópodos, escamas de peces semionotiformes y huesos de cocodrilos. A pocos metros de esta acumulación, se recuperaron *ex situ* una serie de materiales correspondientes, casi todos, a un ornitópodo, probablemente un individuo distinto, aunque no hay entre ambos elementos repetidos. Destacan un predentario, un gran fragmento de astrágalo, la parte distal de un dentario con el proceso coronoides y un fragmento dentario con la dentición. Junto a dichos restos, además, se recuperaron una corona dental y un arco vertebral, casi completo y muy neummatizado, de una pequeña vértebra probablemente cervical. Ambos podrían pertenecer a un terópodo.

Este yacimiento sirvió como base para el trabajo de investigación del Diploma de Estudios Avanzados del autor de esta tesis doctoral (un resumen actualizado se puede ver en el capítulo 4), defendido en septiembre de 2003. Tras este trabajo de investigación se concluye que los restos de la carcasa del ejemplar CMP-5 se pueden atribuir a *Iguanodon bernissartensis* (Gasulla *et al.*, 2007; Gasulla *et al.*, 2009b). Junto a estos trabajos y previamente también se realizó un estudio sobre una patología vertebral en una de las vértebras de este yacimiento. Concretamente, se produjo una calcificación de la cápsula articular de la articulación vertebro-costal izquierda y

de algunos ligamentos implicados. Esta calcificación se pudo producir como consecuencia de traumatismos y en el marco de procesos reumáticos o alteraciones metabólicas o endocrinas. Se concluye que si la afección fuera por un proceso traumático, que no presentaba ni fractura ni fisuras, se hubiera producido en las primeras fases de desarrollo del individuo. Otra posibilidad es que hubiera podido ser un proceso congénito (Cambrá-Moo *et al.*, 2002).

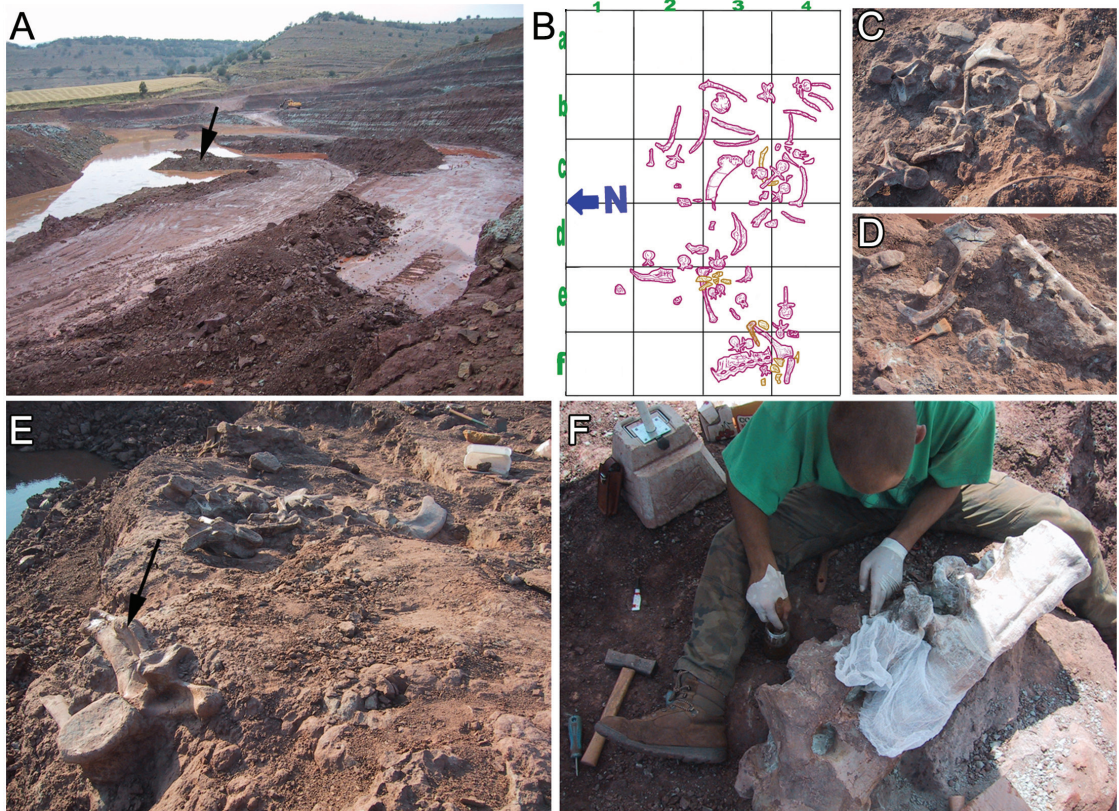


Figura 3.8. Yacimiento CMP-5. A: situación geográfica y estratigráfica, la flecha indica su ubicación (septiembre 2001 tras un temporal de fuertes lluvias). B: planimetría del yacimiento, escala: cuadrículas de 1 m. C: conjunto de restos (escápula, vértebras, costillas y pubis). D: conjunto de restos (sacro, ilion, costillas y vértebras). E: vista del yacimiento, en primer término vértebra con la calcificación de la cápsula articular (flecha). F: engasado del sacro.

3.1.6. YACIMIENTO CMP-6

Este yacimiento (Fig. 3.9) se localizó en julio de 2001, aunque la escasez de los restos permitió su extracción en poco tiempo, dándose por agotado en agosto del mismo año.

La litología del yacimiento corresponde básicamente a limolitas arcillosas rojas y abigarradas, que podrían corresponder a un paleosuelo. Los materiales recuperados consisten en un fémur izquierdo, un ilion izquierdo, un fragmento de pubis izquierdo, un fragmento distal de hueso estilopodial, varios fragmentos de costillas cervicales y dorsales, una pieza dental del maxilar derecho, un fragmento de ligamento osificado y varios restos no determinables de un ejemplar de dinosaurio ornitópodo. Junto a estos materiales también se localizó la mitad basal de una corona dental atribuible a un dinosaurio terópodo. El estudio de los elementos esqueléticos principales del ornitópodo se abordará en el capítulo 4.



Figura 3.9. Yacimiento CMP-6. Localización estratigráfica del fémur (círculo). Escala: 1 m.

3.1.7. YACIMIENTO CMP-7

Este yacimiento (Fig. 3.10) se localizó en el mes de marzo de 2002 al oeste de la cuadrícula extractiva, cerca del cauce del barranco de Les Calaveres. Estratigráficamente estaba situado cerca de la base del límite extractivo, por encima de la última capa de arcillas verdirrojas que se encuentran a techo de los potentes bancos arenosos. La litología del yacimiento corresponde básicamente a limolitas arcillosas rojas. Al igual que en el anterior, se recuperaron muy pocos restos. En primer lugar se descubrió una gran costilla dorsal y a partir de ella, el proceso de extracción consistió en abrir una amplia zona de esa capa con varias cuadrículas de 1 m² hasta que no se pudieron reconocer más restos fósiles, incluso se utilizaron medios mecánicos para ampliar la zona prospectada, con un resultado negativo. En mayo del mismo año el yacimiento se consideró agotado.

Los materiales recuperados consisten en una gran costilla dorsal media derecha casi completa, un centro de vértebra dorsal, dos centros de vértebras caudales, un fragmento distal de hueso autopodial, una pieza dental mudada, un fragmento del proceso capitular de una costilla dorsal izquierda y varios fragmentos de costilla y un par de fragmentos de huesos indeterminados. A nivel tafonómico, la costilla se encontraba ligeramente inclinada respecto al plano de sedimentación, la diáfisis estaba significativamente curvada lateromedialmente hacia medial y presentaba varias fracturas perpendiculares de probable origen fosildiagenético. El centro de vértebra dorsal se encontraba en posición lateral y presentaba una compresión fosildiagenética. En los otros elementos localizados no se apreciaron modificaciones estructurales de importancia.

Los materiales fósiles de este yacimiento en su totalidad pueden ser atribuidos a un dinosaurio ornitópodo. La estructura y las características son semejantes a la de otros yacimientos de

la cantera, así como a las del resto de yacimientos con ornitópodos de la Formación Arcillas de Morella, por lo que, a pesar de que son materiales poco diagnósticos, se podrían atribuir tentativamente a un *Styracosterna* “iguanodontoide” (*sensu* Norman, 2015), posiblemente emparentado con el género *Iguanodon*.



Figura 3.10. Yacimiento CMP-7. Localización estratigráfica de la costilla dorsal (flecha). Escala: 1 m.

3.1.8. YACIMIENTO CMP-8

Este yacimiento (Fig. 3.11) se localizó en el abril de 2003, en la parte oriental de la cuadrícula extractiva, dentro de terrenos pertenecientes a la masía La Parreta, cercano a la linde con la masía Macià Querol. El yacimiento se encontraba prácticamente a techo del paquete de arcillas rojas anterior a la superficie de trasgresión que modifica el sistema deposicional de la Formación. La litología correspondía a limolitas arcillosas rojas con intercalaciones de limolitas verdiazules. Precisamente los materiales paleontológicos faunísticos se recuperaron en la base de una de estas intercalaciones verdiazules de forma lenticular. Sedimentológicamente correspondería a un canal poco desarrollado y probablemente abandonado, que dio lugar a un encharcamiento permanente hasta su colmatación. Dicho canal presentaba una orientación nordeste con una máxima potencia de unos 60 cm.

El yacimiento estaba compuesto por pocos elementos fósiles. Los restos esqueléticos aparecieron en apenas un metro cuadrado junto a restos vegetales que correspondían principalmente a cutículas de coníferas que se atribuyeron al género *Frenelopsis*. Los restos vegetales estaban mucho más diseminados tanto verticalmente como lateralmente aunque también eran muy escasos. Se localizaron cuatro elementos vertebrales y fragmentos pequeños de huesos indeterminados. Tras una revisión en extenso de la capa y no localizándose más restos, en el mes de mayo del mismo año se consideró agotado.

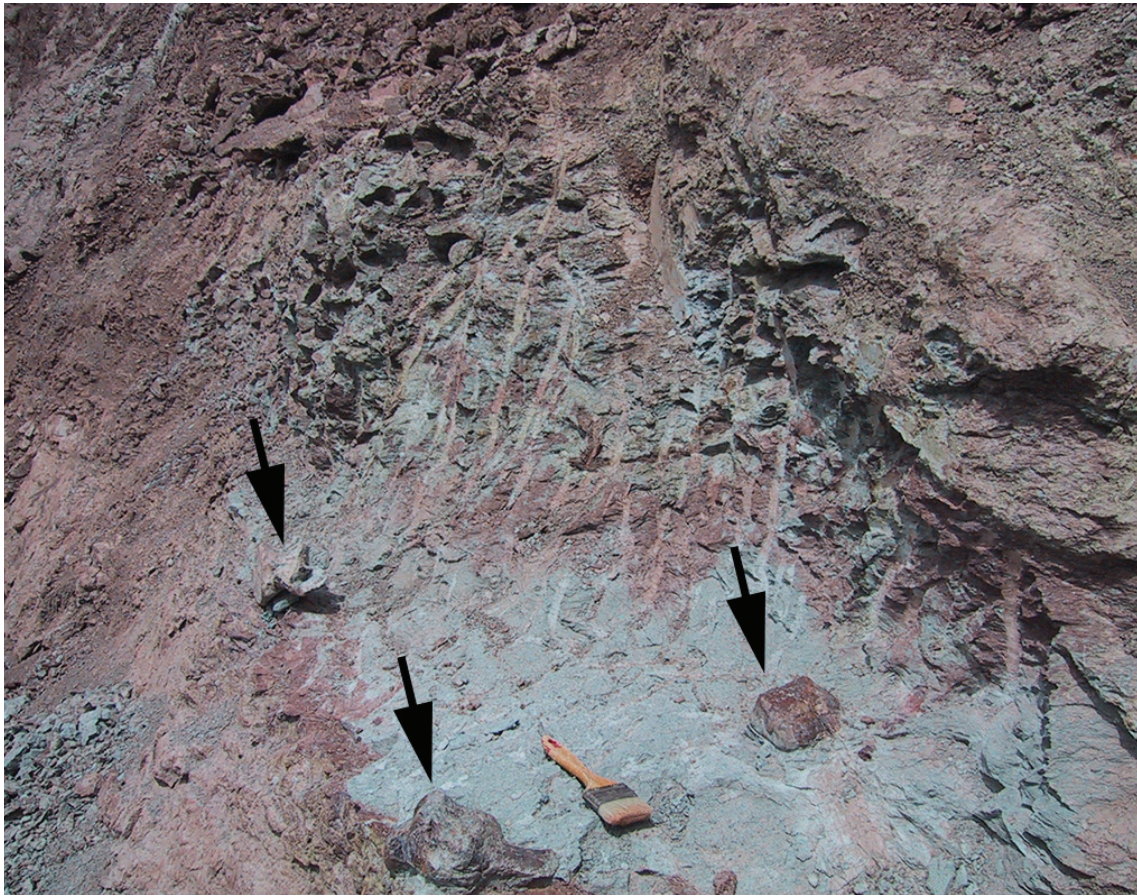


Figura 3.11. Yacimiento CMP-8. Localización de las vértebras (flechas). Escala: cepillo aprox. 20 cm.

3.1.9. YACIMIENTO CMP-9

Este yacimiento (Fig. 3.12) se localizó en noviembre de 2003, en el borde norte de la cuadrícula extractiva, en terreno de la masía Macià Querol y relativamente cercano al barranco de Les Calaveres. El yacimiento se encontraba a techo del paquete sedimentológico formado, principalmente, por arcillas rojas. Por encima se localiza la superficie de trasgresión, con los bancos arenosos y las intercalaciones de conglomerados que indican el cambio del sistema deposicional de la Formación Arcillas de Morella. La litología del yacimiento correspondía a limolitas arcillosas rojas y abigarradas que podrían indicar un suelo hidromorfo.

El yacimiento se pudo excavar de forma sistemática en casi toda su extensión, con ciertas dificultades debido a las condiciones invernales de la zona. Las tareas extractivas se prolongaron hasta el mes de enero de 2004. En esa fecha se consideró agotado, ya que no se pudieron recuperar más materiales paleontológicos.

Se trata de uno de los yacimientos localizados en la cantera con un mayor registro fósil. Los materiales paleontológicos recuperados en una zona de unos 12 m², supusieron un total de 152 elementos clasificables y por tanto con su siglado correspondiente. Además se guardaron otros restos: una conjunto de fragmentos de ligamentos osificados sin detallar por su poca entidad y varios conjuntos de fragmentos de pequeño tamaño y no determinables. Un parte del material se encuentra todavía sin preparar, aunque los elementos más significativos se han podido analizar.

La mayoría de restos (118 elementos) corresponden a una carcasa desarticulada de un ejemplar de dinosaurio ornitópodo. Otros elementos fósiles asociados a esta carcasa son coronas dentales de terópodos espinosaurios (estos dientes presentan hipoplasia del esmalte por interrupción de la melogénesis, cuya causa puede ser por infecciones durante el crecimiento o por malnutrición), un diente asignado a un terópodo indeterminado no espinosaurio, restos atribuibles a cocodrilos (placas dérmicas, vértebras y un fragmento mandibular), dos posibles gastrolitos y algunos coprolitos. En algunos restos de la carcasa se han podido apreciar marcas de descarnación.

Parte de los restos del ejemplar permitieron la realización de un trabajo de investigación (Gasulla *et al.*, 2010).



Figura 3.12. Yacimiento CMP-9. Conjunto de restos.

3.1.10.YACIMIENTO CMP-10

Desde finales de 2004, se iniciaron los trabajos de extracción en el área de la cantera que comprendía las fases segunda y tercera de la planificación de la explotación minera. Estas fases intervinieron, básicamente, en toda la vertiente occidental y parte de la vertiente meridional del tossal de La Parreta. También desde mediados de 2005 se intervino en la fase cuarta, que comprendía la vertiente sur-sudeste del tossal y los banales de la masía de La Parreta. En las zonas de las vertientes de la montaña, solamente afloraba el techo de las arcillas rojas. Por encima se situaban los niveles de la llanura mareal caracterizados por la alternancia de sedimentos arenosos y fangosos (Salas *et al.*, 2003). Por encima de estos depósitos, se localizaban las facies

correspondientes a la Formación Calizas y Margas de Xert, que componen, principalmente, una plataforma marina somera, también con intercalaciones de estructuras sedimentarias arenosas como ripples de corrientes. Todo este paquete sedimentológico dificultó la extracción de las arcillas de la base. Esto provocó una ralentización de la explotación, y con ello, la localización de nuevos yacimientos paleontológicos. Sin embargo se continuó recuperando restos fósiles de los yacimientos CMP-3, CMP-3b y CMP-3c, en algunos casos en la propia matriz de conglomerados *in situ* y en otros en la matriz extraída y guardada para su revisión.

El yacimiento CMP-10 (Fig. 3.13) se localizó en noviembre de 2007. Los primeros restos proceden de la base del frente extractivo, que de forma escalonada formaba una pared vertical de más de 40 metros con todos los depósitos sedimentarios citados anteriormente por encima de las arcillas. Por esta razón, exceptuando los fragmentos extraíbles con facilidad, los restos intercalados en la matriz se dejaron *in situ*, consolidados y debidamente protegidos con un engasado externo. Además, fueron recubiertos de poliuretano, a la espera de que la maquinaria lograra rebajar toda la matriz hasta el yacimiento.

En julio de 2009 se pudo acceder al yacimiento, tras los trabajos previos de aproximación por medios mecánicos. Se dejó una zona amplia de protección y se procedió a la preparación del terreno por medios manuales. La aproximación se realizó desde la zona más interior de la plataforma hacia el exterior en busca de los elementos fósiles conservados. Finalmente, se pudo delimitar solamente una pequeña área con restos (2 m²), con muy pocos elementos fósiles.

La litología del yacimiento corresponde básicamente a limolitas arcillosas rojas y abigarradas que, como en otros casos, podrían formar parte de un paleosuelo. Los restos recuperados se describen en el capítulo 4.



Figura 3.13. Yacimiento CMP-10. Localización de materiales. Escala: 1 m.

3.1.1.1. YACIMIENTO CMP-11

Este yacimiento (Fig. 3.14) se localizó en diciembre de 2007. Como ocurrió con el yacimiento CMP-10, se encontró en la base del frente extractivo, en la vertiente sur-sudoeste de la montaña del tossal de La Parreta, hacia techo del sistema sedimentario de la llanura fangosa. Dentro del conjunto de limolitas rojas general, los materiales paleontológicos se hallaron en una subfacies de limolitas arenosas gris-azuladas que indicarían un canal poco desarrollado y de baja energía o bien una pequeña charca. Por esta razón es posible que los restos fueran transportados por una lámina de agua de baja energía (siguiendo a Sanz *et al.*, 1982).



Figura 3.14. Yacimiento CMP-11. Materiales engasados. Escala: cepillo aprox. 20 cm

La mayor parte de los restos se recuperaron fuera de su lugar de origen, debido a que fueron afectados por la actividad de la maquinaria. Una parte importante de ellos se encontraban en diversos bloques arcillosos de gran tamaño, arrancados por una retroexcavadora o desplazados a la vertiente del frente extractivo. No obstante algunos materiales quedaron en su lugar de origen en la matriz, alrededor de 2 m², por lo que se procedió a su extracción de forma sistemática. Un problema añadido surgió por la estación del año en que ocurrió el hallazgo. Primero con unas fuertes y prolongadas lluvias que aunque no afectaron al material *in situ* ya que estaba debidamente protegido, si que afectaron a los grandes bloques de arcilla, desmenuzándola rápidamente y afectando a los fósiles conservados. Además, el intenso frío (hasta 7° u 8° bajo cero) y las fuertes escarchas dificultaron la protección y extracción de los fósiles. Se utilizaron

medios de protección rápidos, como engasados y momias de poliuretano, y se intentó extraer los fósiles lo más rápidamente posible para evitar su deterioro, no obstante algunos se vieron seriamente afectados y atomizados. El proceso de extracción terminó en enero de 2008, dándose por agotado. Por los motivos reseñados y por el elevado número de restos descubiertos, todavía actualmente muchos materiales están en fase de preparación.

El hallazgo de elementos esqueléticos repetidos indica que, en el yacimiento se depositaron restos de las carcasas de, al menos, dos ejemplares de similar tamaño, correspondientes a dinosaurios ornitópodos. Además, se recuperaron restos de otros vertebrados, como dientes de cocodrilos y de terópodos. También placas aisladas de tortugas, entre las que destacan fragmentos del caparazón de una tortuga próxima al solemídido *Helochelydra*, con una característica ornamentación con pequeños y separados domos (Ortega *et al.*, 2006). Por último, algunos restos corresponden a coprolitos sin determinar.

Los materiales de las carcasas son elementos craneales, axiales, de las cinturas escapular y pélvica y elementos de las extremidades anteriores y posteriores. Se pudo comprobar que las piezas estaban desarticuladas e incluso removidas, ya que en algunos casos había elementos de posiciones topográficas diferentes (una vértebra caudal junto a costillas cervicales, restos craneales junto con piezas caudales o apendiculares). No se pudo constatar una dirección preferencial de las piezas. Aunque no se han evidenciado marcas de descarnación, no se puede descartar que una parte de la desarticulación fuera debida a la acción de depredadores por la presencia de dientes de dinosaurios terópodos y cocodrilos. Desde el punto de vista paleobiológico, se puede interpretar que los dientes perdidos de los depredadores pudieron caer mientras devoraban los restos de las carcasas (Canudo *et al.*, 1999). La ausencia de raíces en algunos dientes recuperados parecen indicar que fueron de mudanza y que la raíz fue reabsorbida por el nuevo diente de reemplazamiento antes de caer el primero (Currie, 1987).

3.1.12. CMP-MS (CANTERA MAS DE LA PARRETA – MAS DE SABATER)

Todos los yacimientos hasta ahora citados corresponden al área de la cantera que abarca las masías de Macià Querol y La Parreta. A partir de 2011, el área extractiva se trasladó hacia el oeste, a los terrenos de la masía Sabater (Figs. 3.15, 3.16). Concretamente la explotación se realizó en los bancales delimitados al sur por la pista asfaltada de la Vega del Moll, al este por el barranco de Les Calaveres que delimita las masías Macià Querol y Sabater, al norte por el pie de monte del tossal de Macià Querol y el barranco de La Fresera, y al oeste por el pie de monte oriental del tossal de Sabater.

Los trabajos extractivos comenzaron en la parte sureste de los bancales del Mas de Sabater. En primer lugar se fue separando la potente capa de tierra vegetal cobertera de las capas con arcillas (aproximadamente cuatro metros entre vegetal superficial y gravas y margas de sedimentación reciente). Se revisaron todas las zonas perimetrales de la parte intervenida sin ningún hallazgo importante: tan solo se localizaron dos restos óseos fuera de contexto estratigráfico y algunos fósiles de invertebrados deteriorados (equínidos y gasterópodos).

En la parte norte del bancal del Mas de Sabater se realizaron trabajos de limpieza de la capa vegetal y sedimentos actuales, a fin de dejar limpia la arcilla que aflora en esta zona casi a nivel de superficie. La razón de esta preparación del terreno estaba motivada por la localización de algunos restos de vertebrados (posiblemente de dinosaurios) en el año 1995 y que se hallan depositados en el Museu Temps de Dinosauris de Morella. Estos restos corresponden a fragmentos de vértebras y un fragmento de la región proximal de un hueso apendicular. Sin embargo no se pudo localizar ningún resto más.

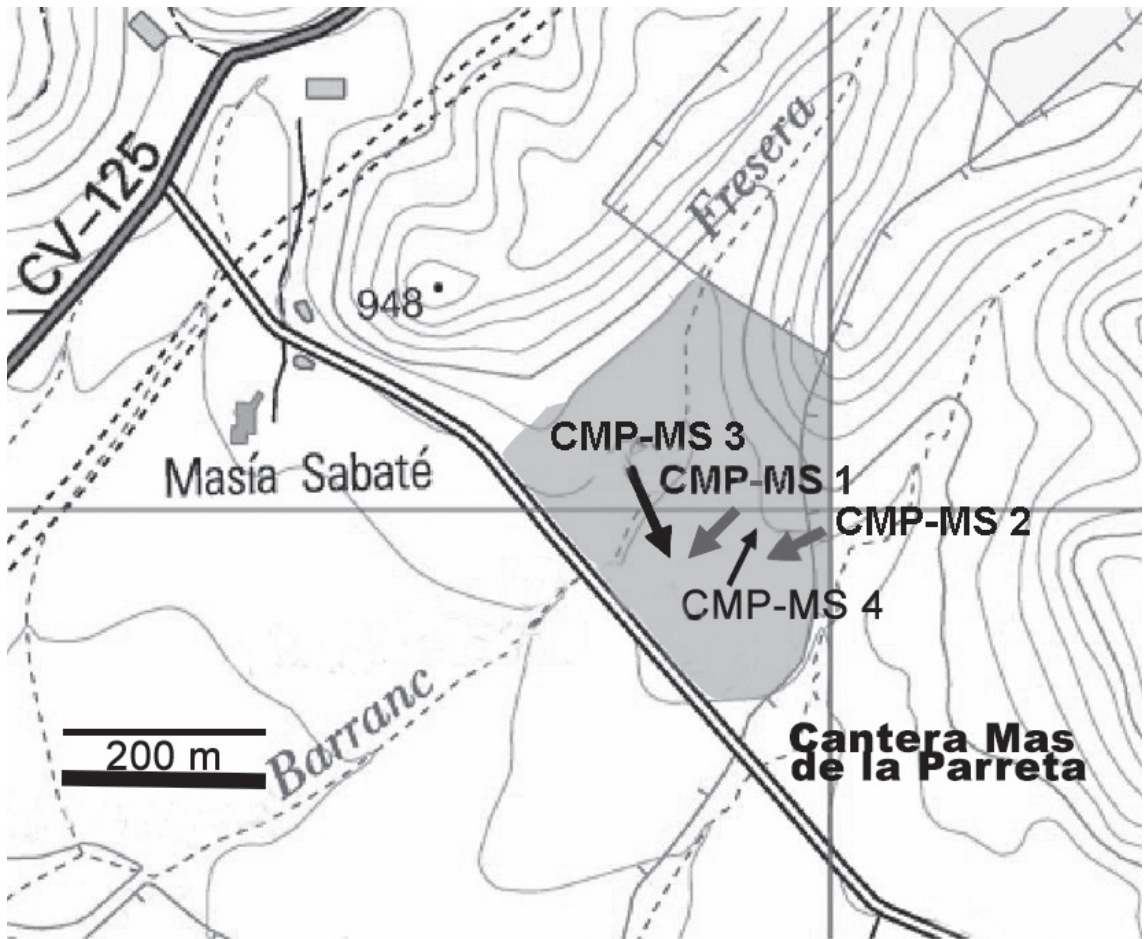


Figura 3.15. Plano de situación de los yacimientos Cantera Mas de la Parreta – Mas de Sabater (CMP-MS). En gris el área de extracción.

La revisión de los frentes extractivos iniciales del bancal del Mas de Sabater no aportó ningún resto fósil destacable. Sin embargo en la vigilancia de los materiales depositados en la zona de acopio de arcilla se pudo localizar unos pequeños bloques de arcilla, de aspecto rojo vinoso, en el que afloraban algunas esquirlas de hueso y fragmentos de osteodermos atribuibles a cocodrilos. La preparación del material fue costosa, dada la debilidad estructural de los huesos conservados y la importante meteorización de algunos de ellos. Puesto que no se localizó el lugar de origen, la nomenclatura de los restos se consideró que fuera CMP-MS-0, nomenclatura utilizada con todos los restos recuperados fuera de contexto geológico.

En abril de 2014 el control paleontológico permitió la localización de nuevos materiales paleontológicos. Aunque el origen podría corresponder a un paleosuelo, la remoción de la matriz imposibilitó su constatación. El material era muy fragmentario o bien estaba compuesto por una masa de arcilla y de esquirlas y tejido óseo esponjoso muy meteorizado, que imposibilitaba su identificación. Aunque no se consideró como un yacimiento nuevo, sin embargo se tomaron las coordenadas geográficas (ver Tabla 3.1). Se ha podido constatar que una parte del material localizado en el paleosuelo sufrió en su momento una fuerte afección de carroñeros ya que se hallaron numerosas marcas de haber sido descarnado.



Figura 3.16. Vista aérea de la Cantera del Mas de la Parreta. En el recuadro la zona de ampliación del Mas de Sabater a partir de 2010. Imagen de SIMPAG.

3.1.13. YACIMIENTO CMP-MS-01

Este yacimiento (Fig. 3.17) se localizó en enero de 2012. Dicho yacimiento se denominó CMP-MS-01, ya que aunque en la cantera se han descubierto otros yacimientos, este fue el primero que se localizó en la zona del Mas de Sabater. Se encontraba en la parte central del bancal del Mas de Sabater, dentro de las facies continentales de limolitas rojas. La presencia de una subfacies compuesta principalmente por limolitas abigarradas, probablemente indicaba el desarrollo de un paleosuelo. La extensión lateral de esta subfacies era de aproximadamente 20 metros y se encontraba hacia el techo del sistema sedimentario de la llanura fangosa. Asociada a esta subfacies se localizó otra, en forma de pequeño canal o charca, constituida por limolitas arenosas gris-azuladas, en cuya base aparecieron restos fósiles abundantes de vegetales, principalmente cutículas de coníferas y carbones de tamaño milimétrico.

Los materiales fósiles que se localizaron inicialmente en el frente extractivo eran restos vegetales y de vertebrados. Los restos de vertebrados correspondían a coprolitos, numerosos fragmentos milimétricos de huesos, una escama de pez, probablemente atribuible al grupo de los Semionotiformes, dientes asignables a cocodrilos y dos fragmentos óseos atribuibles a macrovertebrados (un fragmento distal del proceso diapofisiario de una vértebra y un resto indeterminado).

Durante la segunda quincena de mayo de 2012 se realizó una intervención paleontológica sistemática en el yacimiento, bajo la dirección técnica de Francisco Ortega del grupo de Biología de la Universidad Nacional de Educación a Distancia (UNED). La intervención contó con la colaboración de los paleontólogos Fernando Escaso e Ivan Narváez de la UNED, Adán Pérez de la Universidad Complutense de Madrid y Pedro Mocho de la Universidad Autónoma de Madrid, además de la colaboración del responsable del control paleontológico de la cantera, José Miguel

Gasulla. Se preparó una plataforma de unos 200 m² al este del canal citado, situado en el frente extractivo norte. Se procedió a la intervención del canal y la realización de una cuadrícula de 3x4 m en la plataforma preparada. Los trabajos paleontológicos consistieron en el rebaje de la cuadrícula y el canal, localizándose numerosos restos vegetales, moldes de invertebrados y diversos elementos esqueléticos de diversos vertebrados. Al final de los trabajos paleontológicos se dejaron algunos bloques para una revisión posterior. Esta revisión se continuó realizando hasta septiembre, dándose el yacimiento por agotado.

Se recuperaron unos 400 restos fósiles de, al menos, 16 taxones diferentes de flora, de invertebrados y de vertebrados. Una primera evaluación del conjunto pone de manifiesto la presencia de abundantes restos de quelonios (pleurodiros, solemídeos y dortókidos) y cocodrilos (*Bernissartia* y *Goniopholidae*) y la localización de elementos esqueléticos de los cuatro grandes grupos de dinosaurios que han aparecido en la Formación Arcillas de Morella (saurópodos, terópodos, tireóforos y ornitópodos). También merece atención el hecho de localizar dientes de pterosaurios, escasos en general en el registro fósil español. Además se puede destacar la presencia de ámbar y la gran cantidad de coprolitos (132).



Figura 3.17. Yacimiento CMP-MS-01. Proceso de excavación tanto de la plataforma del paleosuelo como del canal lateral.

3.1.14. YACIMIENTO CMP-MS-02

Este yacimiento (Fig. 3.18) se localizó a finales de diciembre de 2012. La escasez de restos descubiertos *in situ* (dos centros vertebrales) no hizo necesaria la realización de una intervención sistemática en la zona, por lo que se extrajeron los que había en la matriz si remover. La matriz removida se depositó en una zona separada de los frentes extractivos para su revisión

pormenorizada. Aproximadamente, se conservaron unas 60 toneladas de matriz como medida de seguridad en la recuperación de materiales paleontológicos.

Como CMP-MS-01, se encontraba en la parte central del bancal del Mas de Sabater, dentro de las facies continentales de limolitas rojas. La presencia de una subfacies compuesta principalmente por limolitas abigarradas, probablemente indicaba el desarrollo de un paleosuelo.

Se siglaron un total de 36 restos, hallados principalmente en la revisión de la matriz. Esta revisión se terminó de realizar en junio de 2013, dándose con ello cerrado y agotado el yacimiento. Los materiales más significativos se describen en el capítulo 4.

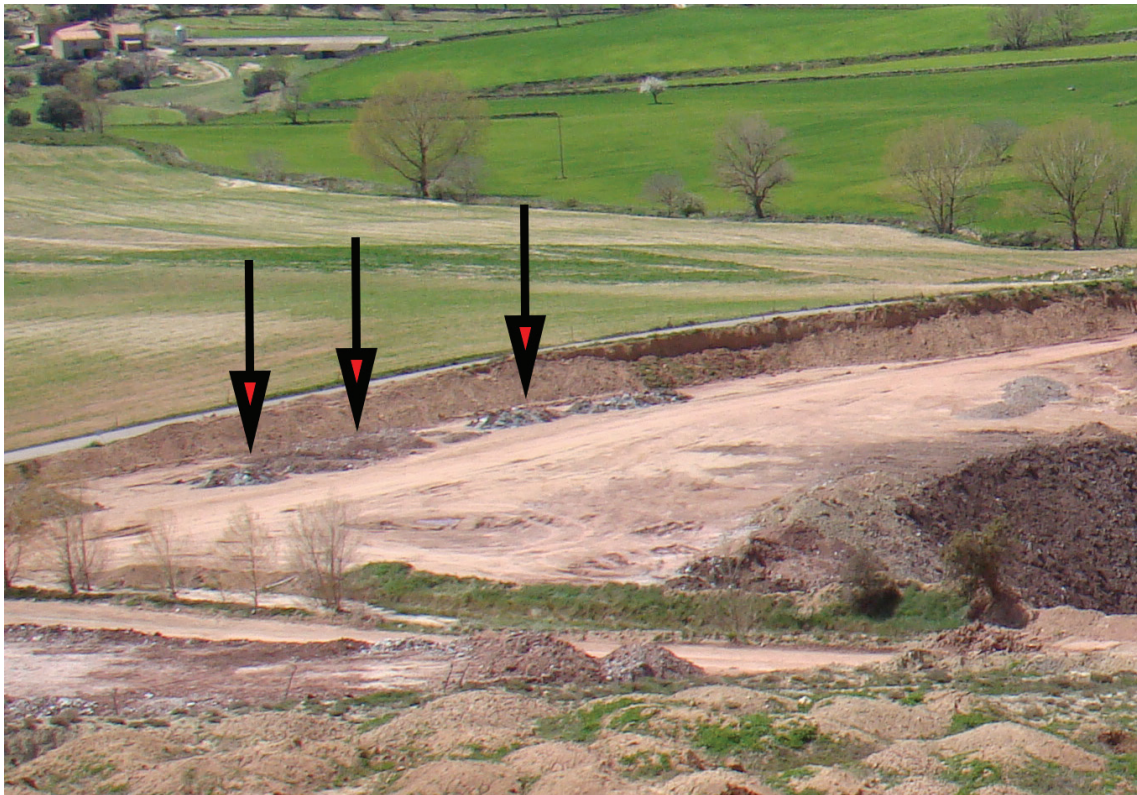


Figura 3.18. Yacimiento CMP-MS-02. Matriz separada del frente y depositada en un lugar habilitado para su revisión. Las flechas indican los montones de matriz.

3.1.15. YACIMIENTO CMP-MS-03

Este yacimiento (Fig. 3.19) se localizó en julio de 2013. Previamente, se había encontrado una capa de arcillas grises-azuladas con mucha presencia de restos vegetales (cutículas, pequeños fragmentos de madera carbonizada y restos parciales de hojas), aunque no se pudo recuperar ningún resto de fauna. Sin embargo, las similitudes sedimentarias con CMP-MS-01 motivaron la extracción de esa capa y las capas laterales de arcillas rojas y verdosas abigarradas para su depósito en una zona de revisión paleontológica.

El yacimiento se encontraba al sudoeste del bancal del Mas de Sabater, dentro de las facies continentales de limolitas rojas. La presencia de una subfacies compuesta principalmente por limolitas arcillosas rojas, verdes y abigarradas, probablemente indica el desarrollo de un paleosuelo.

Asociada a esta subfacies se localizó otra, en forma de pequeño canal o charca, constituida por las limolitas arenosas grises-azuladas citadas anteriormente.

En la revisión de la matriz se pudieron recuperar materiales fósiles, tanto en la subfacies de limolitas arenosas como en la de limolitas arcillosas. Esta revisión se prolongó hasta noviembre de 2013, dándose desde esa fecha por concluido y agotado el yacimiento.

La parte principal de los materiales fósiles corresponde a elementos esqueléticos de la carcasa de un único ejemplar de ornitópodo (se describe en el capítulo 4). Además se localizaron restos de otros dinosaurios como elementos axiales de otro ornitópodo, una falange ungueal, probablemente, de un pequeño ornitópodo y dientes de terópodos espinosaurios. También se recuperaron varios restos de cocodrilos y tortugas. Todos los elementos están en fase de estudio.

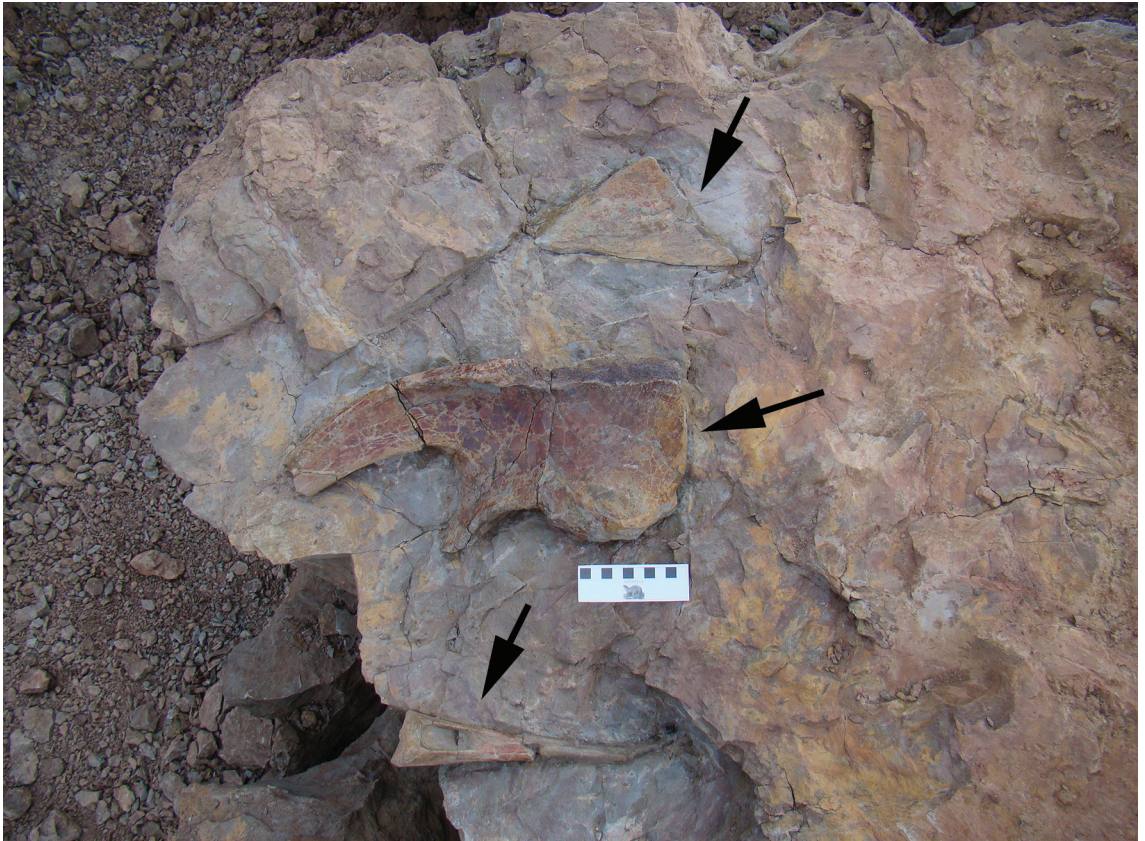


Figura 3.19. Yacimiento CMP-MS-3. Restos fósiles en la matriz (ilion en dos fragmentos y chevron, indicados con las flechas). Escala: 10 cm.

3.1.16.YACIMIENTO CMP-MS-04

Este yacimiento (Fig. 3.20) se localizó en mayo de 2015. Litológicamente estaba compuesto por limolitas arcillosas rojas con pequeños nódulos y manchas verdosas, situada entre dos capas de limolitas arenosas grises-azules. En el yacimiento se hizo una revisión amplia de la zona y se recuperaron algunos restos sueltos, pero ninguno conservado *in situ* en la matriz. La matriz suelta se trasladó a la zona de revisión y actualmente se está procesando, con el objetivo de localizar más restos paleontológicos.

Los primeros restos recuperados en el propio yacimiento corresponden a un fragmento de sacro, varias vértebras dorsales y caudales y varios chevrones. Estos materiales se pueden asignar preliminarmente a un dinosaurio ornitópodo. No obstante, en el sacro se puede observar que las vértebras sacras posteriores ventralmente presentan un surco que es característico de *Iguanodon bernissartensis* (Norman, 2012).



Figura 3.20. Yacimiento CMP-MS-4.Vértebra en un bloque de la matriz (indicada con la flecha). Escala: 10 cm.

Yacimiento	Coordenadas	Litología	Taxones	Referencias
CMP-0	Ex situ	Varias litologías	Cocodrilos, dinosaurios ornitópodos	En estudio
CMP-1	N: 4497.790 E: 0742.046	Limolitas arcillosas verdes/grises	Tortugas, cocodrilos, dinosaurios terópodos? y ornitópodos	Esta tesis
CMP-2	N: 4497.720 E: 0742.086	Limolitas arcillosas rojas, verdosas y abigarradas	Anfibios, tortugas, cocodrilos, escamosos, dinosaurios (terópodos y ornitópodos)	Gasulla et al., 2012

Tabla 3.1. Localización y características de los yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta.

Yacimiento	Coordenadas	Litología	Taxones	Referencias
CMP-3	N:4497.850/880 +/- 5 E:0742.120/140 +/- 5	Conglomerados y areniscas	Peces, tortugas, cocodrilos, plesiosaurios, pterosaurios, dinosaurios (saurópodos, terópodos, tireóforos y ornitópodos). Coprolitos	Yagüe et al., 2003 Ortega et al., 2006 Pérez García et al., 2008 Sastre García, 2007 Canudo et al., 2008 Gasulla et al., 2011
CMP-3b	N:4497.770/800 +/- 5 E:0742.180/185 +/- 5	Conglomerados y areniscas	Peces, tortugas (<i>Brodiechelys royoi</i>), cocodrilos, plesiosaurios, dinosaurios (saurópodos, terópodos, tireóforos y ornitópodos). Coprolitos	Yagüe et al., 2003 Ortega et al., 2006 Pérez García et al., 2008; 2014 Sastre García, 2007 Canudo et al., 2008 Gasulla et al., 2011
CMP-3c	N:4498.010/030 +/- 5 E:0742.090/110 +/- 5	Conglomerados y areniscas	Peces, tortugas (<i>Brodiechelys royoi</i>), cocodrilos, plesiosaurios, dinosaurios (saurópodos, terópodos, tireóforos y ornitópodos). Coprolitos	Yagüe et al., 2003 Ortega et al., 2006 Pérez-García et al., 2008; 2014a Sastre García, 2007 Canudo et al., 2008 Gasulla et al., 2011
CMP-4	N: 4497.723 E: 0742.126	Limolitas arcillosas rojas marmorizadas	Dinosaurio ornitópodo	En estudio
CMP-5	N:4497.790 E:0742.034	Limolitas arcillosas rojas + limolitas arenosas verdiazules	Bivalvos, peces, tortugas, cocodrilos, dinosaurios (terópodos y ornitópodos). Coprolitos	En D.E.A. Cambra-Moo et al., 2002 Gasulla et al., 2007; 2009
CMP-6	N:4497.830 E:0742.117	Limolitas arcillosas rojas y abigarradas	Dinosaurios terópodos y ornitópodos	Esta tesis
CMP-7	N:4497.824 E:0742.015	Limolitas arcillosas rojas	Dinosaurios ornitópodos	Sin describir
CMP-8	N:4497.543 E:0742.091	Limolitas arenosas verdiazules	Dinosaurios ornitópodos	Esta tesis
CMP-9	N:4497.702 E:0742.043	Limolitas arcillosas rojas y abigarradas	Cocodrilos, dinosaurios (terópodos y ornitópodos). ?Gastrolitos y coprolitos	Gasulla et al., 2010
CMP-10	N:4497.735 E:0742.298	Limolitas arcillosas rojas y abigarradas	Dinosaurios ornitópodos. Coprolitos	Esta tesis
CMP-11	N:4497.785 E:0742.244	Limolitas arenosas verdiazules	Tortugas, cocodrilos, dinosaurios (terópodos y ornitópodos)	Gasulla et al., 2014 Esta tesis y en estudio

Tabla 3.1. Localización y características de los yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta.

Yacimiento	Coordenadas	Litología	Taxones	Referencias
CMP-MS-0	<i>Ex situ</i> N: 4497.944 E: 0741.807	Varias litologías	Bivalvo, cocodrilos, dinosaurios (saurópodos, terópodos y ornitópodos)	Esta tesis
CMP-MS-01	N: 4497.938 E: 0741.872	Limolitas arcillosas rojas y abigarradas + limolitas arenosas gris-azuladas	Bivalvos, gasterópodos, peces, anfibios, tortugas (<i>Eodortoka morellana</i>), cocodrilos, pterosaurios, dinosaurios (saurópodos, terópodos, tireóforos y ornitópodos). Ambar. Coprolitos	Pérez-García <i>et al.</i> , 2014b Gasulla <i>et al.</i> , 2014 En estudio
CMP-MS-02	N: 4497.922 E: 0741.957	Limolitas arcillosas rojas y abigarradas	Cocodrilos, pterosaurios, dinosaurios (terópodos y ornitópodos)	Esta tesis
CMP-MS-03	N: 4497.925 E: 0741.828	Limolitas arcillosas rojas y abigarradas + limolitas arenosas gris-azuladas	Peces, tortugas, cocodrilos, dinosaurios (terópodos y ornitópodos)	Gasulla <i>et al.</i> , 2015 En estudio
CMP-MS-04	N: 4497.877 E: 0741.986	Limolitas arcillosas rojas y verdosas	Provisionalmente dinosaurio ornitópodo	En fase de extracción

Tabla 3.1. Yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta.

3.2. LOS VERTEBRADOS NO DINOSAURIANOS DE LA CANTERA MAS DE LA PARRETA

Como ya se ha visto anteriormente, la mayor diversidad de vertebrados de la Formación Arcillas de Morella procede de los diferentes yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta. Las labores extractivas continuadas han permitido trabajar en una amplia extensión de terreno de la Formación y el acceso a su registro fósil. La condición de medios deposicionales, generalmente continentales y, también, de depósitos transicionales con influencias mareales aportan numerosos restos de fauna de vertebrados tanto de origen terrestre, como de origen marino.

Con estos condicionantes, la fauna de vertebrados no dinosaurianos localizada en los niveles de la Formación Arcillas de Morella (Barremiense superior, Cretácico Inferior), dentro de la Cantera del Mas de la Parreta, está compuesta por peces, anfibios, tortugas, escamosos, cocodrilos, plesiosaurios y pterosaurios.

3.2.1. PECES

En los niveles transicionales, representados por los yacimientos CMP-3, CMP-3b y CMP-3c, donde hay una destacada influencia marina, se han localizado restos fósiles (dientes y espinas cefálicas y de aletas) de peces cartilaginosos, asignables al grupo de elasmobranquios Hybodontiformes. También se han podido identificar dientes de este grupo en el yacimiento CMP-MS-01, localizado en niveles de la llanura fangosa (Fig. 3.21).

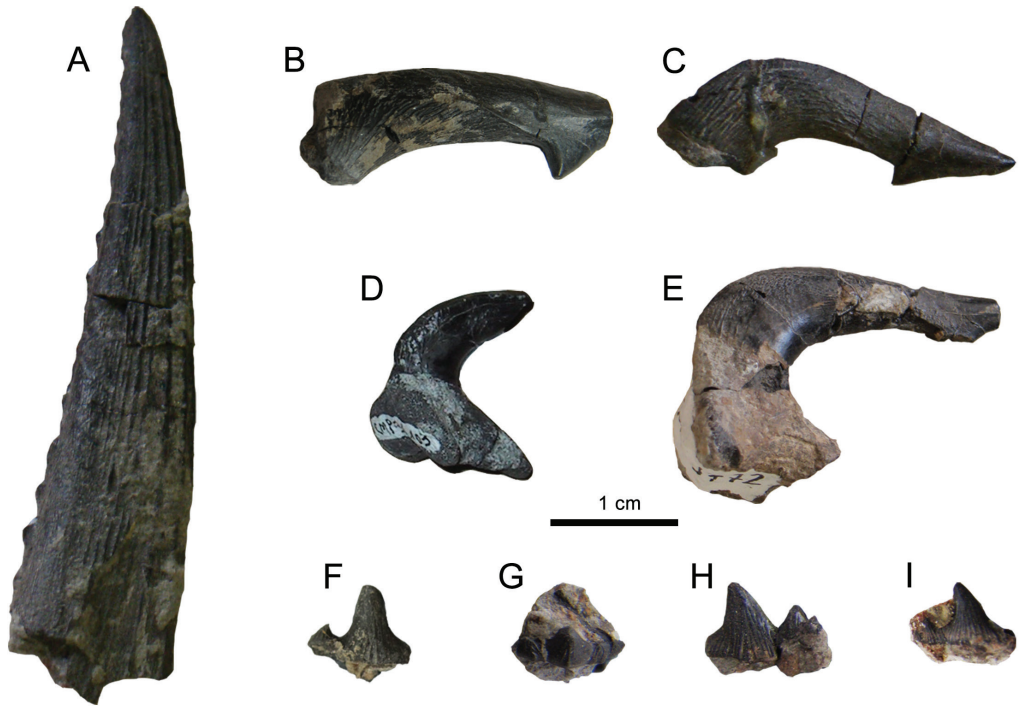


Figura 3.21. Peces. Elasmobranquios Hybodontiformes. A: Espina de aleta dorsal. B-E: Espina cefálicas. F-I: dientes.

Los dientes, cuando están completos, son generalmente robustos con una cúspide central cónica acompañada de dos cúspides menores laterales, aunque en algunos casos aparece un par de cúspides terciarias de menor tamaño. Están ornamentados con pliegues que en muchos casos no cubren toda la superficie de la cúspide central aunque si el resto de cúspides secundarias. Las espinas de aleta dorsal son elementos alargados, ligeramente curvados, de sección elipsoidal, con las superficies decoradas con finas crestas longitudinales y dentículos irregulares de dentina a lo largo del borde caudal. Probablemente los elementos fósiles más interesantes de este grupo correspondan a espinas cefálicas con una placa basal en forma de T, con una corona esmaltada de dentina y curvada por encima de su base en un ángulo de 90° , que tiene una púa inferior en forma de anzuelo cercana al ápice y con decoración de finos pliegues irregularmente distribuidos.

Los Hybodontiformes tienen representantes desde el Devónico Medio hasta el Cretácico Superior. Es un grupo monofilético que se sustenta en cuatro caracteres: costillas pleurales calcificadas, dos pares de grandes dentículos curvados en la cabeza, suaves costillas de dentina en las espinas de aleta y dientes de corona baja, aunque algunos Hybodontiformes tardíos como *Hybodus* tienen cúspides relativamente altas (Janvier, 1996). En la diagnosis del género *Planohybodus* se cita la presencia de dos espinas cefálicas con las características presentes en los ejemplares de Morella (Rees y Underwood, 2008). Sin embargo estos autores indican que las espinas cefálicas de los géneros *Hybodus* y *Egertonodus* tienen una morfología similar, existiendo solamente pequeñas diferencias en los lóbulos de la base o en la ornamentación de la corona. La morfología de los dientes también coincide con la que aparece en géneros tardíos, como *Hybodus*. Por lo que respecta a las espinas de aleta pueden variar en cuanto al número de crestas longitudinales en las superficies y la morfología de los dentículos posteriores pero se necesitan nuevos estudios para su valor sistemático (Rees y Underwood, 2008). Por todas estas razones parece coherente, utilizando una nomenclatura abierta, considerar, por el momento, los restos recuperados en la cantera como atribuidos a Hybodontiformes indet.

Generalmente, se ha asumido que la mayor parte de los restos de peces óseos de la Formación Arcillas de Morella proceden de los yacimientos de Chimenea alta y El Beltrán (Santafé *et al.*, 1982b), aunque también en la Cantera del Mas de la Parreta se han recogido restos aislados, principalmente dientes, vértebras y escamas, no solamente en los niveles transicionales, también en algunos yacimientos de los niveles de la llanura fangosa (Fig. 3.22). Hasta el momento, se han citado cuatro grupos de peces óseos en los niveles de la Formación (Poyato-Ariza *et al.*, 1999). Al menos dos de ellos se hallan presentes en la cantera y coinciden con los citados por Santafé y colaboradores (1982b). Los semionotiformes están representados por material tradicionalmente atribuido al género *Lepidotes* (con un abundante registro de escamas, algunas de ellas centimétricas), pero que requerirían de una revisión especializada. Los semionotiformes tienen una larga tradición en el registro fósil morellano ya que en los trabajos de Royo y Gómez (1927b) se atribuían algunos restos a *Lepidotus cf. mantelli*. La presencia de picnodontiformes se evidencia por el hallazgo de numerosos dientes redondeados, comprimidos y en forma de botón.

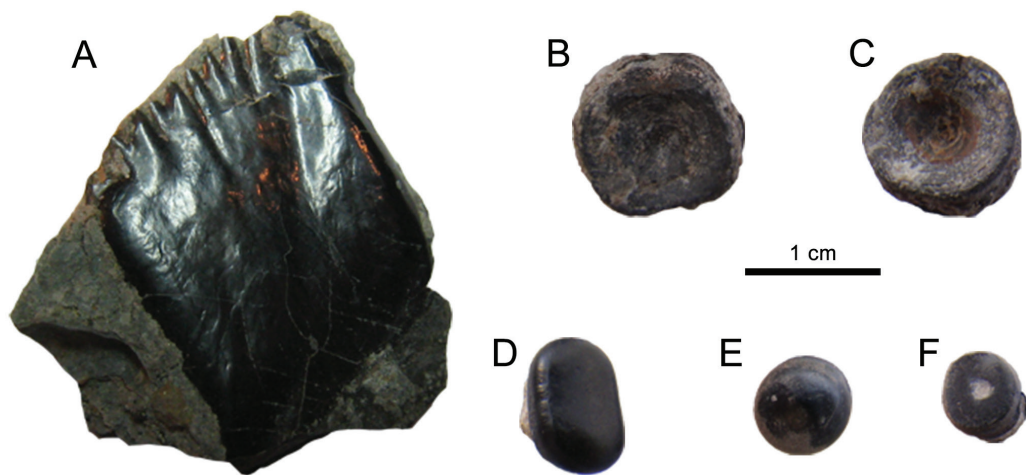


Figura 3.22. Peces óseos. A: Escama de semionotiforme. B y C: Vértebras de semionotiforme. D-F: piezas dentales de picnodontiformes.

3.2.2. ANFIBIOS

La presencia de restos de anfibios anuros es muy escasa, probablemente como consecuencia de la fragilidad estructural de sus elementos esqueléticos. Por el momento, la única evidencia clara disponible consiste en una tibiofibula casi completa (CMP-2/145), en la que se aprecian los *sulcus proximalis* y *distalis*, que convergen hacia la parte central de la diáfisis sin juntarse, justo en esa parte central se distingue un foramen nutricio (Fig. 3.23). Además se localizaron la diáfisis de un hueso largo, probablemente de un fémur y un hueso indeterminado. Todos estos elementos se recuperaron en el yacimiento CMP-2 del Mas de la Parreta. También en el yacimiento CMP-MS-01 se localizaron restos atribuibles a este grupo.



Figura 3.23. Anfibios. Tibiofibula en la matriz arcillosa. Anura indet.

La fusión de la tibia y la fíbula en un único elemento es una sinapomorfía del orden Anura (Cannatella, 2008), siendo pues un elemento diagnóstico. En estas condiciones es congruente asignar los restos recuperados a *Anura* indet.

3.2.3. TORTUGAS

Los restos de tortugas son muy abundantes en los niveles de la Formación Arcillas de Morella (Santafé et al., 1982b) y se han podido identificar distintos grupos, todos presentes en diferentes yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta.

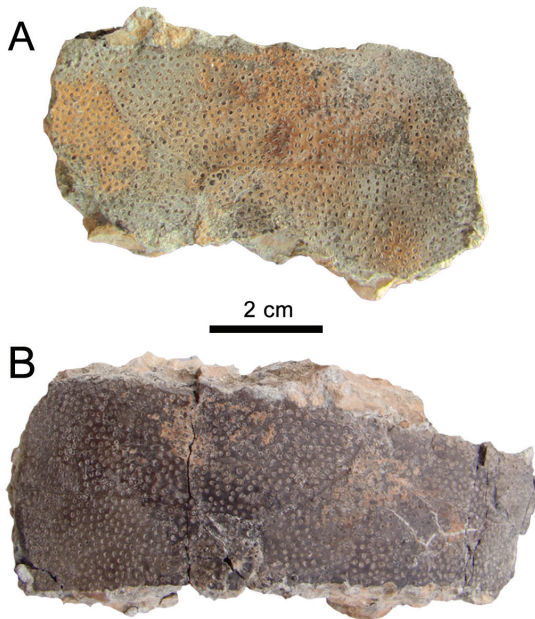


Figura 3.24. Tortugas. A y B: Placas del caparazón de *Helochelydra*.

La primera asignación a este grupo fue realizada por Royo y Gómez (1927a, 1927b), que consideró que algunos materiales de tortugas podían pertenecer a "*Tretosternum*" *punctatum* Owen, 1842. Sin embargo, la revisión de este material y el estudio de nuevos materiales localizados en la Cantera del Mas de la Parreta (Ortega et al., 2006) permiten reasignarlos al género *Helochelydra* (Pérez García, 2009) (Fig. 3.24). Estos especímenes de Paracryptodira comparten con los miembros de Solemydidae la ornamentación, que consta de granulaciones, juntas o separadas, y de vermiculaciones (Lapparent de Broin y Murelaga, 1996, 1999) y la presencia de un labio dorsal alrededor de los lóbulos plastrales (Lapparent de Broin y Murelaga, 1999). Los especímenes de Morella difieren del género *Solemys* por sus granulaciones separadas, siendo más altas que anchas, caracteres específicos de algunas especies de *Helochelydra* (Nopcsa, 1928; Lapparent de Broin y Murelaga, 1996, 1999). Estos especímenes comparten con *Helochelydra* que la ornamentación del caparazón y del plastrón se

compone de granulaciones aisladas (Nopcsa, 1928). Las granulaciones observadas en el plastrón son similares a las del caparazón, como en *Helochelydra nopcsai* Lapparent de Broin y Murelaga, 1999. La escasa disponibilidad de caracteres observados en estos especímenes no permite la asignación a *Helochelydra nopcsai*. Este taxón se determina como *Helochelydra* sp.

Además de la presencia de un miembro de Solemydidae, también se ha podido definir una nueva forma de Pan-Cryptodira, identificada a partir de un caparazón casi completo y algunas placas aisladas. Se trata de una tortuga de agua dulce, *Brodiechelys royo* (Pérez-García et al., 2014a), perteneciente al grupo de Xinjiangchelyidae, no descrita previamente en la península ibérica y cuya localidad tipo es la Cantera del Mas de la Parreta, siendo la primera especie descrita de la Formación Arcillas de Morella (Pérez-García et al., 2014a: ver epígrafe 3.3).

El yacimiento CMP-MS-01 aportó una gran cantidad de restos de quelonios. Algunos especímenes (placas del espaldar y del plastrón) se asignaron a Pan-Pleurodira, más específicamente a Dortokidae. Este grupo puede considerarse como un linaje de tortugas relativamente diverso, con restos conocidos desde el Barremiense hasta el Paleoceno. Los restos de Dortokidae del

yacimiento corresponden a un nuevo taxón, *Eodortoka morellana* Pérez-García, Gasulla, Ortega, 2014b, siendo el primer miembro de Pan-Pleurodira nominado en el Cretácico Inferior de Europa (Pérez-García et al., 2014b: ver epígrafe 3.3).

Por último, se identifican al menos otros dos taxones de tortugas (Ortega et al., 2006, Pérez García, 2009), representados por material fragmentario (Fig. 3.25). Uno de ellos, destaca por su gran tamaño y podría estar relacionado con los representantes del nodo Cryptodira (sensu Joyce, 2007) con amplias fontanelas en el plastrón. El otro taxón, que se reconoce por placas fragmentarias sin ornamentación, se asigna a *Chelonii* indet., por la ausencia de caracteres diagnósticos que permiten una identificación más precisa.

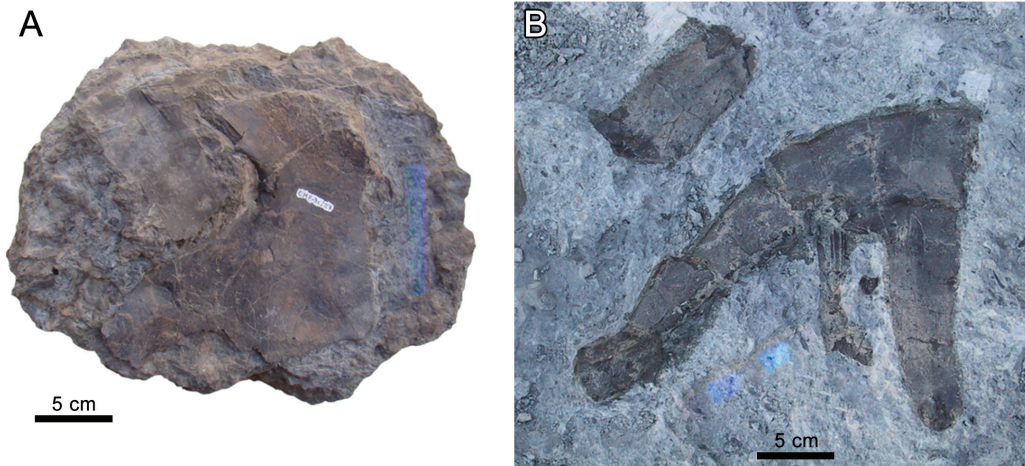


Figura 3.25. Tortugas. Restos de placas de tortugas indeterminadas.

3.2.4. ESCAMOSOS

La presencia de este grupo se reduce, en la actualidad, a una vértebra recogida en el yacimiento CMP-2 de la Cantera del Mas de la Parreta (CMP-2/223). Se trata de una vértebra aparentemente anficélica, aunque podría ser procélica ya que la cara posterior presenta una abrasión de su superficie (Fig. 3.26). El cotilo anterior es profundo y con los bordes engrosados. El centro vertebral está comprimido dorsoventralmente y en la superficie ventral se aprecia una amplia y suave carena longitudinal. El arco vertebral es bajo con los pedicelos bien desarrollados anteroposteriormente y no conserva la espina neural. El canal neural es grande y tiene una forma subtriangular. Se conserva la prezigapófisis

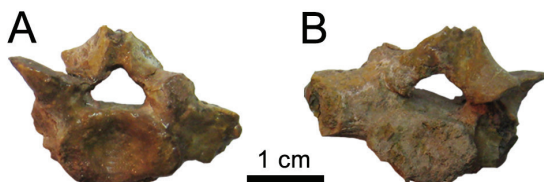


Figura 3.26. Escamosos. Vértebra indet. A: vista anterior. B: vista posterior.

derecha que se desarrolla desde la parte inferior y lateral del pedicelo. Esta se proyecta dorsolateralmente con la superficie articular situada dorsalmente, apenas inclinada hacia interior y sobresaliendo ligeramente de la cara articular. También se conserva la postzigapófisis derecha que se proyecta desde el arco vertebral lateroventralmente hacia posterior, sobresaliendo de la superficie articular. En el lado izquierdo de la vértebra ocupando parte del centro y del arco vertebral se

proyecta lateralmente un gran proceso transversal incompleto de sección subovooidal. La escasez del material, al tratarse de un solo elemento esquelético, impide una determinación taxonómica precisa, por lo tanto, a la espera de nuevo material, se determina preliminarmente como Squamata indet.

3.2.5. COCODRILOS

La fauna de cocodrilos de la Cantera de Mas de la Parreta, y por extensión de la Formación Arcillas de Morella está constituida por elementos que debieron ser comunes a todo el Cretácico Inferior de Europa occidental.

El grupo está básicamente constituido por pequeños cocodrilos de hábitos terrestres, como el atoposaurio *Theriosuchus* y dos neosuquios, parientes cercanos de los cocodrilos modernos, uno de pequeño tamaño, *Bernissartia*, y otra forma que pudo alcanzar varios metros de longitud, *Goniopholis*. Los restos de todos ellos son muy comunes en varios de los yacimientos de la cantera y generalmente están representados por material fragmentario como dientes, placas dérmicas, vértebras aisladas o huesos apendiculares (Fig. 3.27).

De los dientes se han podido caracterizar tres morfotipos distintos (Fig. 3.28). El morfotipo I es el más abundante y corresponde a dientes cónicos, la mayoría curvados lingualmente y con carenas mesio-distales. La superficie de la corona está ornamentada con crestas longitudinales, bien desde la base hasta el ápice (*Goniopholis*), bien no llegando al ápice (*Bernissartia* o *Goniopholis*). El morfotipo II son dientes molariformes, bajos de contorno circular y con ornamentación de crestas enlazadas que desde todo el borde convergen en un ápice en forma de cresta mesio-distal (*Bernissartia*). Finalmente, el morfotipo III corresponde a dientes triangulares comprimidos labiolingualmente y con carenas mesiodistales. La ornamentación es estriada en la mayor parte de la corona, siendo el ápice liso. Presentan una constricción entre la raíz y la corona (*Theriosuchus*) (Sastre García, 2007).

CMP-MS-0/35 es una vértebra dorsal prácticamente completa, ya que solamente están ausentes los procesos prezigapofisiarios (Fig. 3.29). Esta pieza se recogió en el frente extractivo de forma aislada, no localizándose ningún tipo de material fósil a su alrededor. El centro es anficélico con las superficies articulares de contorno circular, alargado y en forma de carrete. El arco vertebral posee unos procesos diapofisiarios muy alargados lateralmente, fuertemente comprimidos dorsoventralmente

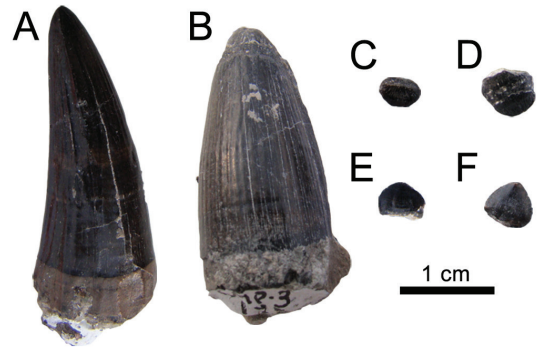


Figura 3.27. Cocodrilos. Morfotipos de dientes. A y B: morfotipo de *Goniopholis*. C y D: morfotipo de *Bernissartia*. E y F: morfotipo de *Theriosuchus*.

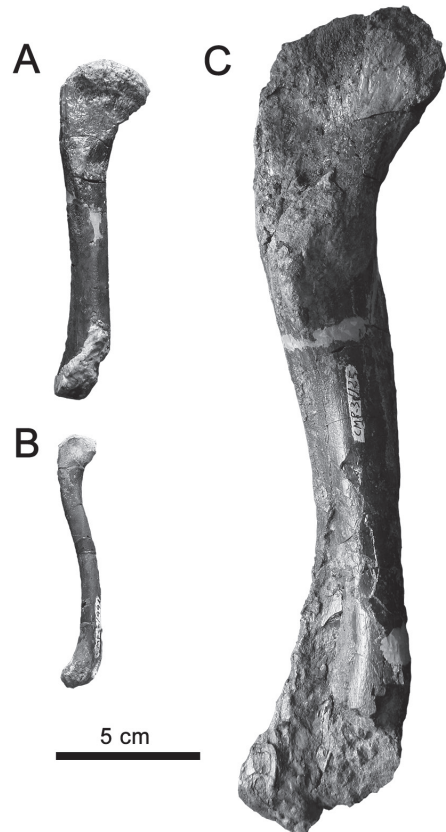


Figura 3.28. Cocodrilos. A y B: fémures indet. C: fémur de *Goniopholis*.

y ligeramente inclinados ventralmente. La espina neural es recta, comprimida lateralmente y dorsalmente se expande de forma ligera anteroposteriormente. Las postzigapófisis son grandes, se proyectan lateralmente y posteriormente, sobresaliendo de la superficie posterior del centro vertebral. Las superficies postzigapofisiarias se sitúan ventralmente y son grandes y de contorno subovooidal. La morfología general de la vértebra, con la ausencia de hipapófisis y el gran desarrollo de los procesos diapofisiarios sitúan a la pieza en una posición postcervical, probablemente en una posición torácica en la serie dorsal. Con la información disponible únicamente puede precisarse su atribución a un Crocodyliforme no Eusuchia, lo que resulta congruente con dos de los grupos representados por su dentición, pero no con *Bernissartia*.

CMP-MS-02/02 se trata de un fragmento mandibular en el que se pueden apreciar cuatro alvéolos con dos piezas dentales casi completas de unos 2 mm de longitud (Fig. 3.29). Los dientes son cónicos y ligeramente curvados y presentan una carena mesial más marcada que la distal. El esmalte está decorado con estrías longitudinales subparalelas que van desde el ápice hasta la base de la corona. La cara externa del fragmento mandibular está decorada por pequeñas y subcirculares oquedades. Este fragmento mandibular puede atribuirse a un cocodrilo neosuquio Goniopholidae, ya que la morfología de los dientes es similar al morfotipo I, que Sastre García (2007) atribuye a *Goniopholis*.

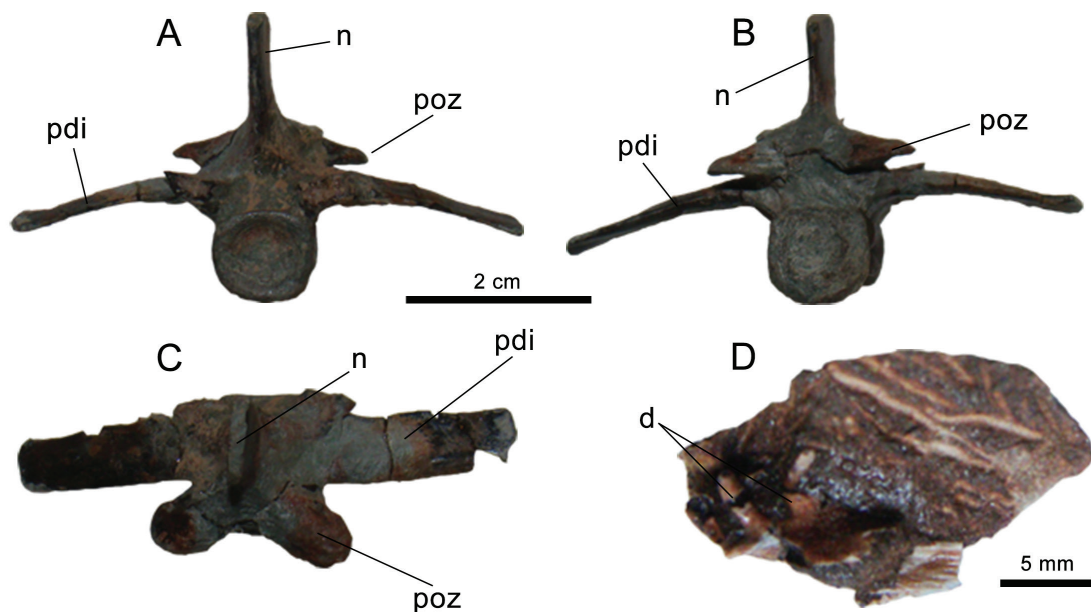


Figura 3.29. Cocodrilos. A-C: Vértebra dorsal de cocodrilo en vistas anterior, posterior y dorsal, respectivamente. D: CMP-MS-02/02, fragmento mandibular con dentición.

3.2.6. PLESIOSAURIOS

La presencia de restos de reptiles marinos relacionados con los plesiosaurios es relativamente abundante en los niveles transicionales de la Formación Arcillas de Morella, al contrario de lo que ocurre en el registro ibérico en general donde es bastante escasa.

En esta Formación se han localizado restos en tres yacimientos diferentes. En el Mas de Rafael de la población de La Todoella se localizó un centro vertebral sacro que fue atribuido a Plesiosauria indet.. (Jorquera et al., 2009). En el Mas de Peteix de Morella, en una prospección superficial, Manuel Domingo García recuperó cinco centros de vértebras cervicales posteriores. Se trataba

de centros vertebrales de forma cilíndrica, cortos y con las caras anficélicas y ventralmente con dos facetas de articulación para las costillas. Estos materiales fueron asignados a plesiosaurios *Elasmosauridae* indet. (Yagüe et al., 2003).



Figura 3.30. Plesiosaurios. Dientes. A y E: vista labial. B y F: vista mesial. C y G: vista lingual. D y H: vista distal.

El yacimiento que ha aportado un mayor número de restos ha sido la Cantera del Mas de la Parreta, concretamente, dentro de los niveles transicionales, los cuerpos lenticulares de conglomerados CMP-3, CMP-3b y CMP-3c. Los materiales recuperados corresponden a dientes y a vértebras de todas las regiones del esqueleto axial. Yagüe y colaboradores (2003) realizaron una primera aproximación al material recuperado hasta aquel momento. Los dientes son agudos, con coronas muy altas, ligeramente comprimidos, algunos con torsión lingual y con ornamentación constituida por finas crestas longitudinales (Fig. 3.30). Estas características dentales permitieron asignar este material a *Elasmosauridae* indet. Las vértebras son pectorales, dorsales y caudales aunque el conjunto no aporta una combinación de caracteres suficientes para una determinación precisa, por lo cual se asignaron a *Plesiosauria* indet. (Yagüe et al., 2003).

Posteriormente a este trabajo, se recuperaron más materiales (principalmente vértebras) en los yacimientos de la cantera citados que, junto al material anterior, permitieron la elaboración de un trabajo de investigación de doctorado inédito. Actualmente se está revisando y estudiando todo este registro (Fig. 3.31).

3.2.7. PTEROSAURIOS

La presencia de piezas dentales atribuibles a reptiles pterosaurios es muy escasa pero significativa, ya que hasta ahora, se han podido localizar en tres yacimientos diferentes de la Cantera del Mas de la Parreta y no hay constancia de otros hallazgos en la Formación Arcillas de Morella (Fig. 3.32).

Así en las facies de conglomerados que representan los niveles transicionales de la Formación (CMP-3) se han localizado dos piezas dentales que podrían asignarse a este grupo. CMP-3/1078 y CMP-3/1079 son dientes de coronas altas, de forma piramidal alargada, rectas y muy comprimidas labiolingualmente, con los bordes mesiodistales agudos mostrando una débil carena. CMP-3/1078 (Fig. 3.32 A-C) tiene una base expandida labiolingualmente, el esmalte cubre la mayor parte de la superficie labial pero en la superficie lingual solamente está presente en los bordes mesial y distal y en el ápice. Además en la superficie lingual se desarrolla una ornamentación de finas crestas longitudinales paralelas desde la base hasta la mitad de la corona, visibles en la dentina. CMP-3/1079 tiene características parecidas aunque de un tamaño menor.

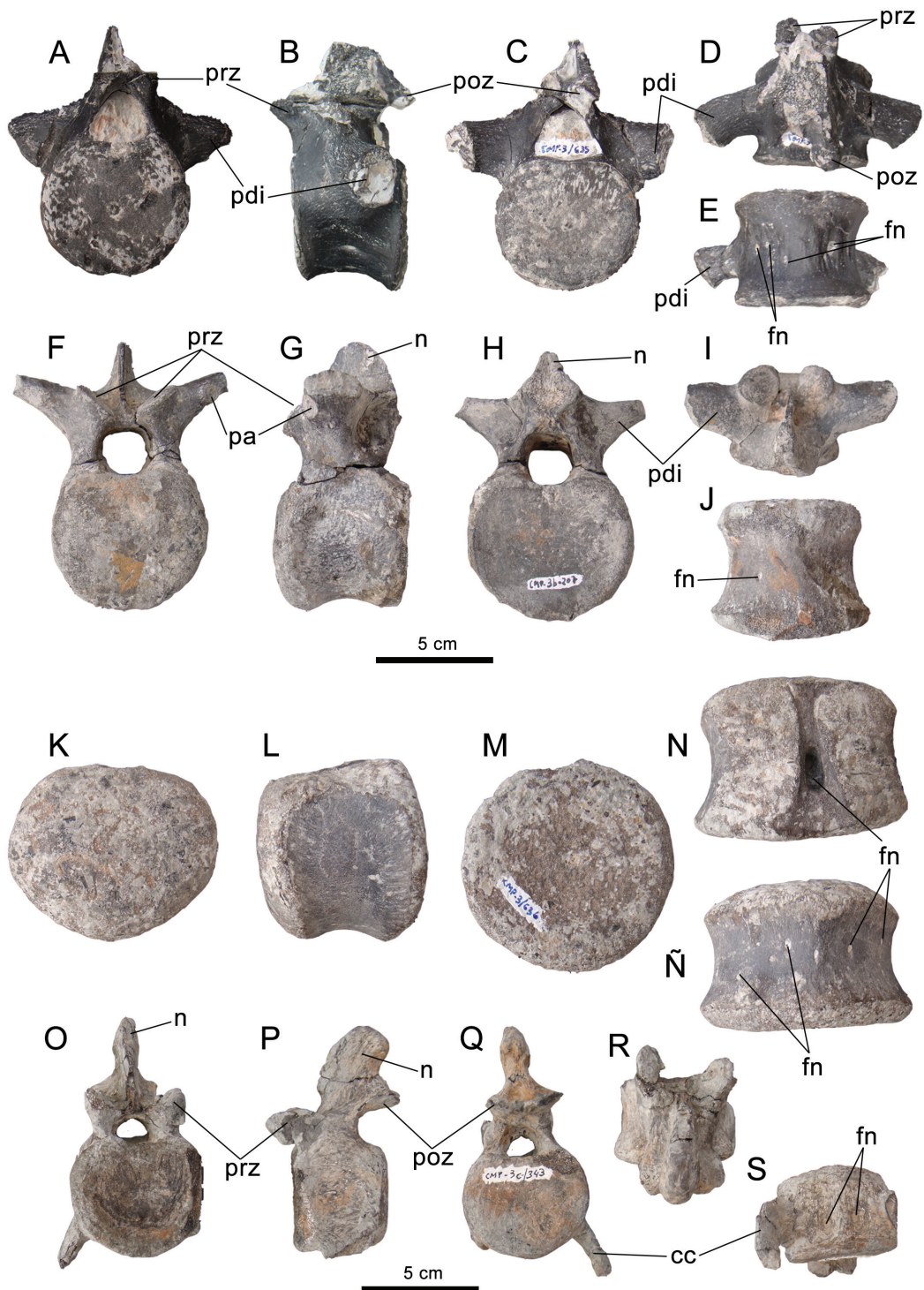


Figura 3.31. Plesiosaurios. Vértebras. A-E: vértebra pectoral en vistas anterior, lateral, posterior, dorsal y ventral respectivamente. F-J: vértebra dorsal en vistas anterior, lateral, posterior, dorsal y ventral respectivamente. K-Ñ: vértebra dorsal en vistas anterior, lateral, posterior, dorsal y ventral respectivamente. O-S: vértebra cervical en vistas anterior, lateral, posterior, dorsal y ventral respectivamente.

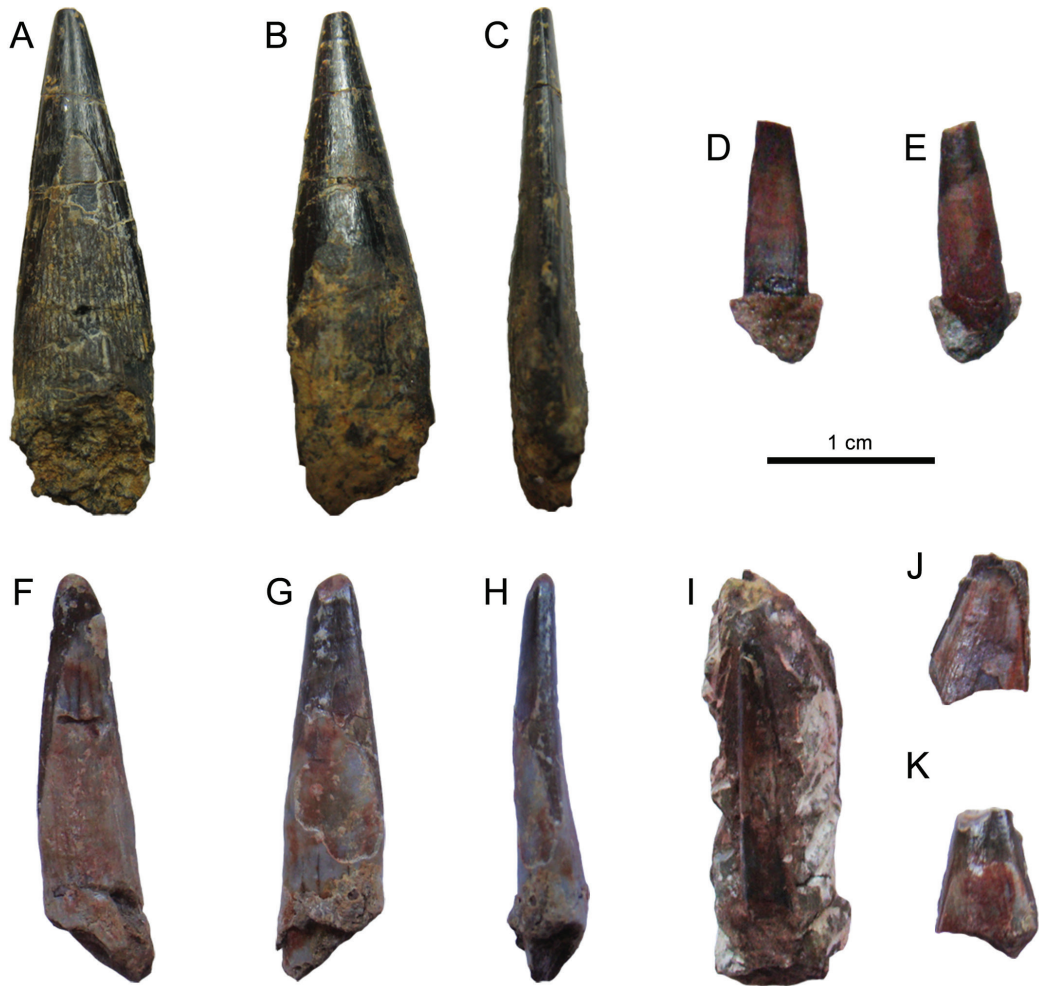


Figura 3.32. Pterosaurios. Dientes. A-C: CMP-3/1078 en vistas lingual, labial y mesial?. D-E: CMP-MS-02-09 en vistas lingual y labial. F-H: CMP-MS-49 en vistas lingual, labial y mesial?. I: diente encajado en la matriz, CMP-MS-48 en vista lingual. J-K: CMP-MS-164 en vista lingual y labial.

En las facies de limolitas arcillosas y arenosas de la llanura fangosa de la Formación también se han recuperado piezas dentales de pterosaurios. Concretamente en los yacimientos CMP-MS-01 (tres dientes) y CMP-MS-02 (un diente).

CMP-MS-49 (Fig. 3.32 F-H) es una corona dental casi completa. La corona es muy alta, de forma piramidal alargada, ligeramente curvada y muy comprimida labiolingualmente. Los bordes mesial y distal muestran apicalmente una débil carena. El esmalte solamente se observa en parte de los bordes mesial y distal, en la mitad apical de la superficie labial y en el ápice de la superficie lingual. La ornamentación es de crestas longitudinales muy finas, visibles en la dentina.

CMP-MS-48 (Fig. 3.32 I) es una corona completa pero aún se conserva en la matriz arcillosa, por lo que solamente es visible la superficie lingual y los bordes mesiodistales. Como en los anteriores casos, la corona es muy alta, pero más estrecha en la base, con los bordes mesial y distal subparalelos hasta el último tercio apical, ligeramente curvada y comprimida labiolingualmente. Se esboza una débil carena en los bordes mesial y distal en la zona apical. El esmalte también está restringido a esa área apical. No se aprecia ornamentación.

CMP-MS-164 (Fig. 3.32 J-K) es un fragmento apical de la corona dental. La corona tiene forma triangular; con el contorno basal subelíptico, ligeramente curvada y comprimida labiolingualmente. La superficie lingual solamente tiene esmalte en los bordes mesial y distal y en la parte más apical. En esta superficie a penas puede apreciarse la ornamentación de crestas longitudinales. Los bordes mesial y distal presentan una débil carena. La cara labial presenta una mayor superficie esmaltada.

CMP-MS-02/09 (Fig. 3.32 D-E) es una corona dental casi completa por la ausencia del ápice. La corona es muy alta, de forma piramidal alargada, curvada y muy comprimida labiolingualmente y en la base ligeramente expandida mesiodistalmente. Los bordes mesial y distal muestran apicalmente una débil carena. El esmalte se reduce a la parte apical de ambas superficies, además en la lingual se aprecia la ornamentación de crestas longitudinales.

Aunque hay algunas diferencias entre los ejemplares, estas podrían corresponder a diferentes posiciones en las mandíbulas. Por esta razón se considera que todos los ejemplares podrían pertenecer al mismo taxón.

Los dientes de pterosaurios son bastante dispares en su morfología y en ocasiones pueden identificarse, al menos, a nivel de familia (Averianov, 2007). Sin embargo, la característica general del grupo radica en un patrón peculiar del esmalte, y es que sólo tienen un capuchón apical de esmalte y carecen de esmalte en la parte basal de la corona (Knoll, 2000). Esta condición está presente en todos los ejemplares de la cantera descritos anteriormente, por lo que se pueden incluir en este grupo.

La morfología de estos ejemplares coincide con los dientes de Ornithocheiridae, ya que tienen coronas altas, triangulares y aplanadas labiolingualmente, que se curvan en el plano frontal y ápices generalmente curvados distalmente. El esmalte no es uniforme en las superficies, cubriendo en mayor grado la superficie labial y descende hasta la base por las carenas mesial y distal. Por otra parte, los ejemplares descritos difieren claramente de otros grupos. Así, en Pterodactylidae los dientes son generalmente aplanados, cónicos y sin afiladas crestas (carenas) mesial y distal; en Ctenochasmatidae los dientes son estrechos, en forma de punzón y de sección circular; en la mayoría de Dsungaripteroidea, los dientes son bajos y robustos, y sus bases se ensanchan en sentido mesiodistal; en Istiodactylidae los dientes tienen coronas relativamente bajas, a veces con una cresta longitudinal en la superficie labial (Averianov, 2007).

Por tanto, los dientes de la Cantera del Mas de la Parreta, por las características que presentan, podrían asignarse tentativamente a Ornithocheiridae.

Grupo faunístico	Yacimientos	Taxones	Materiales
Dinosaurios saurópodos	CMP-3, CMP-3b, CMP-3c, CMP-MS-0, CMP-MS-01	Titanosauriformes no Titanosauria	Dientes, huesos axiales, de las cinturas escapular y pélvica, apendiculares
Dinosaurios terópodos	CMP-1, CMP-2, CMP-3, CMP-3b, CMP-3c, CMP-5, CMP-6, CMP-9, CMP-11, CMP-MS-0, CMP-MS-01, CMP-MS-02, CMP-MS-03	Spinosauridae Baryonychinae indet. Carnosauria Allosauroidae indet. Coelurosauria indet.	Dientes, huesos axiales y apendiculares
Dinosaurios tireóforos	CMP-3, CMP-3b, CMP-3c, CMP-MS-01	Ankylosauria <i>Polacanthus</i>	Armadura dérmica (espinas presacras, placas crestadas, fragmentos escudo pélvico, espinas caudales y osículos)

Tabla 3.2. Diversidad faunística de los yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta.

Grupo faunístico	Yacimientos	Taxones	Materiales
Dinosaurios ornitópodos	Todos los yacimientos	Euornithopoda Hypsilophodontia Styracosterna <i>Iguanodon</i> sp. Styracosterna <i>I. bernissartensis</i> Styracosterna <i>Mantellisaurus</i> sp. Styracosterna Género y especie nueva	Elementos craneales, dientes, huesos axiales, de las cinturas escapular y pélvica
Peces	CMP-3, CMP-3b, CMP-3c, CMP-5, CMP-MS-01, CMP-MS-03	Elasmobranquios (Hybodontiformes) Semionotiformes (<i>Lepidotes</i>) Picnodontiformes (<i>Coelodus</i>)	Dientes, espinas cefálicas y dorsales, vértebras y escamas
Anfibios	CMP-2, CMP-MS-01	Anura indet.	Huesos apendiculares
Tortugas	CMP-1, CMP-2, CMP-3, CMP-3b, CMP-3c, CMP-5, CMP-11, CMP-MS-01, CMP-MS-03	Solemydidae (<i>Helochelydra</i>) <i>Brodiechelys royo</i> <i>Eodortoka morellana</i> Cryptodira indet. Chelonii indet.	Placas aisladas del espaldar y del plastrón. Caparazón
Escamosos	CMP-2	Squamata indet.	Vértebra
Cocodrilos	CMP-0, CMP-1, CMP-2, CMP-3, CMP-3b, CMP-3c, CMP-5, CMP-9, CMP-11, CMP-MS-0, CMP-MS-01, CMP-MS-02, CMP-MS-03	Atoposauria <i>Theriosuchus</i> Neosuquia <i>Bernissartia</i> Neosuquia <i>Goniopholis</i>	Dientes, fragmentos craneales, placas dérmicas, huesos axiales y apendiculares
Plesiosaurios	CMP-3, CMP-3b, CMP-3c	Plesiosauria Elasmosauridae indet.	Dientes y huesos axiales (vértebras)
Pterosaurios	CMP-3, CMP-MS-01	Ornithocheiridae indet.	Dientes

Tabla 3.2. Diversidad faunística de los yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta.

3.3. ANEXOS

Referencia 1: Pérez-García, A., Gasulla, J.M., Ortega, F. 2014. A new species of *Brodiechelys* (Testudines, Pan-Cryptodira) from the Early Cretaceous of Spain: Systematic and palaeobiogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica*. 59 (2): 333–342.

Referencia 2: Pérez-García, A.; Gasulla, J.M.; Ortega, F. 2014. *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov., the first pan-pleurodiran turtle (Dortokidae) defined in the Early Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research* 48: 130-138.

A new turtle species of *Brodiechelys* from the Early Cretaceous of Spain: Systematic and palaeobiogeographic implications

ADÁN PÉREZ-GARCÍA, JOSÉ MIGUEL GASULLA, and FRANCISCO ORTEGA



Pérez-García, A., Gasulla, J.M., and Ortega, F. 2014. A new turtle species of *Brodiechelys* from the Early Cretaceous of Spain: Systematic and palaeobiogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica* 59 (2): 333–342.

Brodiechelys brodiei is an Early Cretaceous turtle from Great Britain, the only species of the genus. This taxon has been shown in recent phylogenies to be closely related to Xinjiangchelyidae and therefore could be the only representative of this group in Europe. Here, we present several specimens from the Early Cretaceous Maestrazgo Basin, in the Iberian Range of Spain attributed to the British genus, and to a new species, *Brodiechelys royo*. This discovery shows that, as previously observed with terrestrial turtles, some freshwater turtle taxa had a wide European distribution during the Early Cretaceous, being present in both Britain and the Iberian Peninsula. This study sheds new light on the phylogenetic position of this enigmatic genus, supporting its attribution to Xinjiangchelyidae, a clade whose presence has been previously confirmed exclusively from the Middle Jurassic to Early Cretaceous of Asia. We propose that another recently identified taxon from the Iberian Peninsula (i.e., *Larachelus morla*) is also a member of this clade. Recent studies have identified several continental taxa of the clade that included the members of “Macrobaenidae” and “Sinemydidae” in Europe. This study provides new evidence of close relationships between the Early Cretaceous turtle faunas from Europe and Asia.

Key words: Testudines, Pan-Cryptodira, Xinjiangchelyidae, *Brodiechelys*, Cretaceous, Europe, Spain.

Adán Pérez-García [paleontologo@gmail.com], Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, José Antonio Novais 2, 28040 Ciudad Universitaria, Madrid, Spain;
José Miguel Gasulla [jm.gasulla@gmail.com], Unidad de Paleontología, Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid, Darwin 2, 28049 Madrid, Spain;
Francisco Ortega [fortega@ccia.uned.es], Grupo de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNED, Senda del Rey 9, 28040 Madrid, Spain.

Received 18 June 2012, accepted 27 September 2012, available online 4 October 2012.

Copyright © 2014 A. Pérez-García et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Introduction

Brodiechelys brodiei (Lydekker, 1889) is a eucryptodiran turtle currently known only from the Wealden of the United Kingdom. Available information on this taxon was, until now, very limited. However, ten shells from the type locality of Brighstone Bay (Isle of Wight, Wessex Sub-basin) were recently attributed to it (Pérez-García 2012a). *Brodiechelys* is also present in the area of Hastings (Sussex, Weald Sub-basin), where fragmentary and poorly preserved shells, corresponding to an indeterminate species, have also been identified. Study of these specimens of *Brodiechelys brodiei* indicated its intraspecific variability, and the identification of *Plesiochelys valdensis* Lydekker, 1889 and *Plesiochelys vectensis* Hooley, 1900 as junior synonyms of *Brodiechelys brodiei*. The comparison of these shells has led a new diag-

nosis for this taxon and evidence that it is a member of the stem group of Cryptodira (Pérez-García 2012a).

The Spanish Iberian Range records the highest European diversity of Early Cretaceous continental turtles, particularly in the Hauterivian–Aptian interval (Pérez-García and Murelaga 2012a). Members of Pan-Pleurodira (Dortokidae), stem Testudines (at least two solemydid taxa), Paracryptodira (Pleurosternidae), several lineages of crown cryptodires, but also unnamed stem cryptodires, have been identified there (Pérez-García et al. 2011). Stem cryptodires from Igea (La Rioja, eastern Cameros Basin) and Morella (Castellón, Morella Sub-basin, Maestrazgo Basin) cannot be assigned to any of the taxa so far identified on the Iberian Peninsula (Pérez-García et al. 2010). Some of these specimens have been identified as one or more taxa related to the British taxon *Brodiechelys brodiei*, but the assignment was preliminary

because of limited knowledge of the variability of this taxon (Pérez-García et al. 2011).

The recent review of *Brodiechelys brodiei* (Pérez-García 2012a) allows us to study the related Spanish material. We analyze here the specimens from the Morella Sub-basin (Fig. 1), and these are identified as belonging to a new species closely related to *Brodiechelys brodiei* and are therefore assigned to the genus *Brodiechelys*. Several characters that cannot be scored for the British material help to improve knowledge of this clade of turtles. The proposal of a new species of *Brodiechelys* means the diagnosis for this until now monospecific genus, as well as its two species, are revised. This new material provides valuable information on the palaeobiogeographic relationships of the Early Cretaceous European turtles.

Institutional abbreviations.—CMP, Collection of the Mas de la Parreta Quarry, housed in the Valltorta Museum, Tirig, Castellón, Spain; IWCMS, Isle of Wight County Museum, Sandown, UK; NHMUK, Natural History Museum, London, UK.

Systematic palaeontology

Testudines Batsch, 1788 sensu Joyce, Parham, and Gauthier, 2004

Pan-Cryptodira Joyce, Parham, and Gauthier, 2004

Xinjiangchelyidae Nessov in Kaznyshkin et al., 1990

Genus *Brodiechelys* Nopcsa, 1928

Type species: *Plesiochelys brodiei* Lydekker, 1889; Brighstone Bay, south-west coast of the Isle of Wight, UK; Vectis Formation (Barremian–early Aptian), Wealden Group, Wessex Sub-basin.

Emended diagnosis (modified after Pérez-García 2012a).—Pancryptodiran turtle sharing the following character combination: oval, longer than wide, and relatively low shell; dorsal surface of the vertebral and pleural scutes sculptured by grooves radiating forwards; nuchal trapezoidal, wider than long, with lateral margins convergent forward; 7–9 neural plates; first neural or first pair of neurals rectangular, the following plates hexagonal, and the last neural or pair of neurals subpentagonal to subcircular; medial contact of the seventh or seventh and eighth pairs of costals; two suprapygals, the length of both plates being similar; 11 pairs of peripherals; mediolaterally expanded posterior peripherals; short first dorsal rib; single cervical scute; first vertebral wider than long, trapezoidal, with lateral margins divergent forward; second to fifth vertebrals slightly wider than long; first vertebral slightly narrower than the second one, and decreasing in width from second to fifth vertebrals; first pleural scute overlapping the anterior peripheral plates; fifth marginals overlap the lateral margin of the second pair of costals; absence of costal-peripheral and plastral fontanelles; osseous connection between carapace and plastron; contact of both the axillary and inguinal buttresses exclusively with the peripheral



Fig. 1. Geographical location of Morella (Castellón, Spain), the type locality of *Brodiechelys royai*.

series; posterior plastral lobe longer than the anterior one; distal region of the posterior lobe sub-perpendicular to the axial axis, lacking anal notch; entoplastron small, of similar length and width; contact between epiplastra and hyoplastra sub-perpendicular to the axial plane; hyoplastra longer than hypoplastra; absence of mesoplastra; postero-lateral expansion of the hypoplastra; undeveloped sinuosity in the medial sulcus of the plastron; presence of one pair of gular scutes, longer than the extragulars; gulars superimposed on the antero-medial region of the entoplastron; humeral-pectoral sulcus situated far behind the posterior margin on the entoplastron; four inframarginals; anal scutes medially overlapping the hypoplastra or near the posterior region of this pair of plates.

Geographic and stratigraphic range.—Early Cretaceous of Western Europe.

Brodiechelys brodiei (Lydekker, 1889)

1889 *Plesiochelys valdensis* Lydekker, 1889; Lydekker 1889: 239.

1900 *Plesiochelys vectensis* Hooley, 1900; Hooley 1900: 264–265.

1928 *Brodiechelys brodiei* (Lydekker, 1889); Nopcsa 1928: 50.

Holotype: NHMUK R2643, a partial shell.

Type locality: Brighstone Bay, south-west coast of the Isle of Wight, UK.

Type horizon: Vectis Formation (Barremian–early Aptian), Wealden Group, Wessex Sub-basin (Naish and Martill 2001).

Referred material.—Several shells from the type locality and horizon: NHMUK R6683 (holotype of *Plesiochelys vectensis* Hooley, 1900), NHMUK R11146, NHMUK R11147, NHMUK R11173–75, NHMUK 28967 (holotype of *Plesiochelys valdensis* Lydekker, 1889); IWCMS 2005.14, IWCMS 3868, IWCMS 1816 from a costal plate also from the Vectis Formation of the Isle of Wight, but found in Yaverland.

Emended diagnosis (modified after Pérez-García 2012a).—Species of *Brodiechelys* differing from *B. royai* by the following autapomorphies: anterior margin of the carapace straight

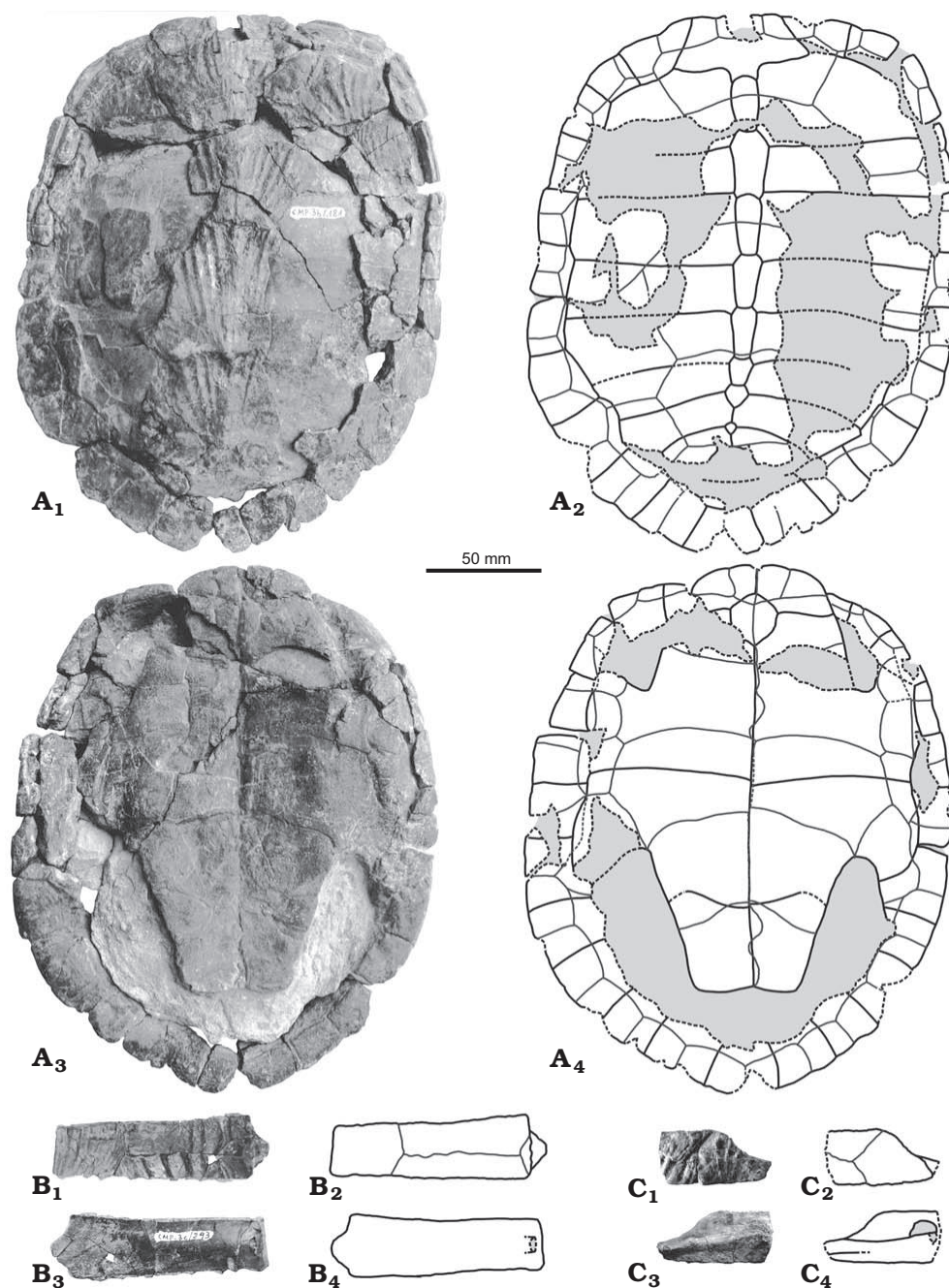


Fig. 2. Type specimens of *Brodiechelys royo* sp. nov. from Morella (Castellón, Spain). A. CMP-3b/181, holotype, shell in dorsal (A₁, A₂) and ventral (A₃, A₄) views. B. CMP-3c/293, second right costal plate in dorsal (B₁, B₂) and ventral (B₃, B₄) views. C. CMP-3c/122, first right costal in dorsal (C₁, C₂) and ventral (C₃, C₄) views.

or slightly notched; slender and very numerous grooves on the vertebral and pleural scutes; length of the first pair of costal plates equal or slightly greater than that of second pair; absence of dorsal thickening on the lateral edges of the anterior peripherals; cervical scute more than four times wider than long; medially convex sulcus between third and fourth vertebrals, without a marked change of profile in the area of contact; first pleural scute overlapping the medial half of the first peripheral plates; fifth to seventh marginals slightly overlapping the lateral margins of the second to fourth costal plates; subrounded anterior plastral lobe; subrounded lateral margins of the posterior lobe.

Geographic and stratigraphic range.—Isle of Wight, UK; Vectis Formation (Barremian–early Aptian), Wealden Group, Wessex Sub-basin.

Brodiechelys royo sp. nov.

Fig. 2A–C.

Etymology. In honor of José Royo y Gómez (1895–1961), a Spanish palaeontologist closely linked to Morella, who promoted the development of Mesozoic vertebrate palaeontology in Spain, with special emphasis on the Early Cretaceous faunas, especially those from the Arcillas de Morella Formation.

Type material. Holotype: CMP-3b/181, an articulate and almost complete shell (Fig. 2A). Paratypes: CMP-3c/293, a second right costal plate (Fig. 2B); CMP-3c/122, a partial first right costal plate (Fig. 2C).

Type locality. Mas de la Parreta Quarry, Morella, Castellón, Morella Sub-basin, Maestrazgo Basin, Iberian Range, Spain (Fig. 1).

Type horizon. Arcillas de Morella Formation, Early Aptian (Gámez et al. 2003; Salas et al. 2003).

Material.—Type material only.

Diagnosis.—Species of *Brodiechelys* differing from *B. brodiei* by the following autapomorphies: convex anterior margin of the carapace, lacking cervical notch; broad, strong, and few in number grooves on the vertebral and pleural scutes; length of the first pair of costal plates twice that of the second pair; lateral edges of the anterior peripherals dorsally thickened, with a deep groove which runs along its dorsal surface; width of the cervical scute less than twice its length; medially concave sulcus between third and fourth vertebrals, with a marked change of profile in the area of contact; first pleural scute overlapping less than one third of the length of the second pair of peripheral plates; sixth and seventh marginals not overlapping the lateral margins of the costal plates; subtrapezoidal anterior plastral lobe; trapezoidal posterior lobe, with straight lateral margins.

Description.—The holotype of *Brodiechelys royo*, CMP-3b/181, has an oval and relatively low shell (Fig. 2A). The maximum length of its shell is 205 mm, its maximum width is 160 mm, and the maximum length of its plastron is 157 mm. This taxon lacks fontanelles, both in the carapace and in the plastron. Its anterior margin is not notched, but it is convex. The dorsal surface of the vertebral and pleural scutes is sculptured by strong grooves radiating forwards. Its nuchal plate is trapezoidal and wider than long and presents a rear

protrusion which contacts the first neural. This shell has eight neural plates. However, the last plate does not contact the seventh neural or the suprapygals due to a midline contact of the seventh costals. The longest neural is the second one. From this plate, the length of the neurals decreases backward. The first and third neurals are subrectangular. The second one is sub-octagonal. The fourth to the sixth are hexagonal. The first to sixth neurals are longer than wide. The seventh is pentagonal and as long as wide. The eighth is very small and rhombic. This specimen had two suprapygals plates, being identified at the boundary between them on the internal mould of it. The width of the first costal plate is less than twice its antero-posterior length. However, the length of this plate is twice that of the second costal. The first pair of peripherals is wider than long, the width of its anterior margin being twice that of the rear. The lateral edges of the anterior peripherals are dorsally thickened, and a deep groove runs along the dorsal surface of the first five pairs of peripherals. The rear peripherals are transversely expanded. The width of the cervical scute is less than twice its length. The first vertebral scute is trapezoidal, with the lateral margins markedly diverging forward. The second vertebral is the widest. The fourth and fifth vertebrals are narrower than the first. The second to fourth vertebral scutes are less than twice as wide as long. Although the sulcus that delimits the vertebral scutes I/II and II/III are convex, the sulcus located between the IV and V vertebrals is oriented perpendicular to the axial plane, and that which is situated between scutes III and IV is concave medially. This sulcus is located on the posterior region of the fifth neural plate. The first pleural scute overlaps less than one third of the length of the anterior pairs of peripherals. Only the medial end of the fifth pair of marginal slightly overlaps the costal series. The plastron-carapace connection is osseous. The plastral buttresses exclusively contact the peripheral series. The posterior lobe is slightly longer than the anterior. The anterior lobe is subtrapezoidal. Its curvature drastically changes on the epiplastra, in the region covered by the extragular scutes. The posterior lobe is trapezoidal, with straight margins. This taxon lacks mesoplastra and an anal notch. The entoplastron is small, diamond-shaped, and almost as wide as long. This plate is longer than the epiplastral symphysis. The hyoplastra are longer than the hypoplastra. The medial sulcus of the plastron is slightly sinuous between the pair of pectoral scutes and also between the pair of anals. The pair of gular scutes is superimposed on the antero-medial region of the entoplastron. The humeropectoral sulcus is situated far behind the posterior margin on the entoplastron. Medially, the pectorals and abdominal scutes have a similar length. Four pairs of inframarginals are present. The pectoroabdominal sulcus contacts the antero-medial region of the third pair. Medially, the anal scutes overlap minutely onto hypoplastra.

The isolated costal plates CMP-3c/293 and CMP-3c/122 are decorated by a strong ornamental pattern characterizing the holotype (Fig. 2B, C). In CMP-3c/293, identified as a second costal plate, the fifth marginal scute also overlaps onto

the middle of its lateral margin (Fig. 2B). In CMP-3c/122, identified as a first costal plate, the lateral margins of the first vertebral scute also diverge markedly forward (Fig. 2C). Although the most medial area of this plate is broken, it is observed that the first dorsal rib is short.

Discussion

Phylogenetic analyses.—To establish the phylogenetic position of the new Spanish taxon, two cladistic analyses were conducted. For the first, we used the modified version of the data matrix of Sterli and de la Fuente (2011) proposed by Pérez-García and Murelaga (2012b), in which all representatives of Pan-Pleurodira are excluded and several Asian and European eucryptodires are included (*Chengyuchelys baenoides* Young and Chow, 1953, *Tholemys passmorei* Andrews, 1921, *Plesiouchelys planiceps* [Owen, 1842], *Brodiechelys brodiei*, *Hylaeochelys belli* [Mantell, 1844], *Chitraccephalus dumonii* Dollo, 1885, and the Spanish *Larachelus morla* Pérez-García and Murelaga, 2012b; see Appendix 1). Moreover, another two taxa currently proposed as members of Xinjiangchelyidae (sensu Tong et al. 2012), are also included (using the character encoding proposed by Tong et al. 2011): *Protixinjiangchelys salis* Tong, Danilov, Ye, Ouyang, and Peng, 2011 and *Xinjiangchelys tianshanensis* Nessov, 1995. The modifications in the processing of certain characters in *Pleurosternon bullockii* (Owen, 1842), *Dinochelys whitei* Gaffney, 1979, and *Glyptops plicatulus* Marsh, 1890 proposed by Pérez-García and Ortega (2011), and in *Peltochelys duchastelii* Dollo, 1885 proposed by Pérez-García (2011) have been included. The modification in the coding of character 82 (costal B) in *Xinjiangchelys latimarginalis* (Young and Chow, 1953) sensu Peng and Brinkman (1993) proposed by Tong et al. (2012) has been included.

The second phylogenetic analysis was conducted using the data matrix proposed by Tong et al. (2012). In addition to the inclusion of the new taxon, *Brodiechelys brodiei* and *Larachelus morla* are also incorporated (see Appendix 1).

The phylogenetic analyses were conducted using TNT v. 1.0 (Goloboff et al. 2008), with *Sphenodon punctatus* (Gray, 1842) as the outgroup for the first, and *Kayentachelys aprix* Gaffney, Hutchison, Jenkins, and Meeker, 1987 for the second. All characters were considered unordered and equally weighted.

Results and systematic implications.—The first phylogenetic analysis resulted in 94 most parsimonious trees of 420 steps (CI = 0.469, RI = 0.841) (Fig. 3A). The resulting majority rule tree topology basically coincides with that proposed by Pérez-García and Murelaga (2012b). *Santanachelys gaffneyi* Hirayama, 1998 and *Solnhofia parsonsi* Gaffney, 1975 are obtained as the two most basal taxa of Pan-Cryptodira. All other members of Pan-Cryptodira are grouped into two lineages in all trees obtained. The Asian *Siamochelys peninsularis* Tong, Buffetaut, and Suteethorn, 2002, *Chengyuchelys baenoides*,

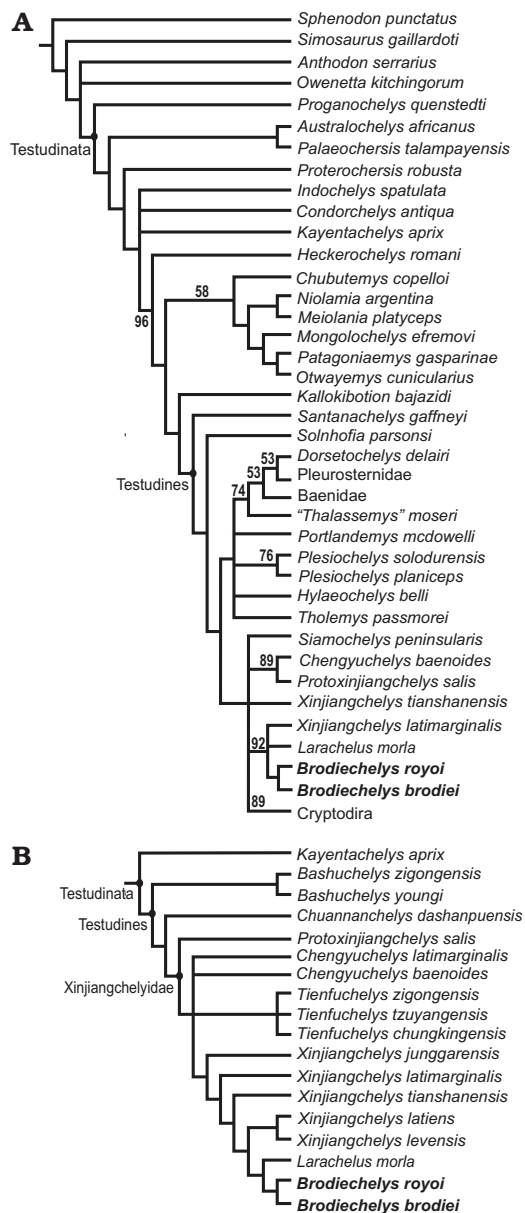


Fig. 3. Phylogenetic hypotheses of the new taxon *Brodiechelys royoi* based on the modified data set of Sterli and de la Fuente (2011) proposed here (A), and on the data matrix proposed by Tong et al. (2012) (B). Values refer percentages under 100% obtained in the majority rule analyses.

Protixinjiangchelys salis, *Xinjiangchelys tianshanensis*, *Xinjiangchelys latimarginalis*, and the European *Brodiechelys*

brodiei, the new taxon from Morella, and the taxon from Salas de los Infantes (i.e., *Larachelus morla*) are obtained as members of the stem group of Cryptodira. This analysis could not establish the precise phylogenetic relationships among these taxa owing to limited information on several of them, in most cases including only characters of the shell. In fact, putative members of the same genus (e.g., *Xinjiangchelys tianshanensis* and *X. latimarginalis*) are not grouped in this analysis. The monophyletic group within Pan-Cryptodira comprising stem and crown-group Cryptodira is diagnosed by two synapomorphies: vertebrals II–IV as narrow as or narrower than pleurals (character 87); length of first dorsal rib intermediate to short, extends less than half-way across first costal (character 113). The European representatives of the stem group of Cryptodira and the Asian taxon *Xinjiangchelys latimarginalis* form a monophyletic group, diagnosed by the presence of a medial contact of the posterior costals (character 82). The node grouping *Brodiechelys brodiei* and *Brodiechelys royo*i is diagnosed by the presence of an osseous connection between the carapace and the plastron (character 89).

The node that groups species of *Brodiechelys* with *Xinjiangchelys latimarginalis* is consistent with the hypothesis proposed by some authors that *Brodiechelys brodiei* belongs to the clade of freshwater turtles Xinjiangchelyidae, whose presence has been confirmed exclusively in the Middle Jurassic to Early Cretaceous of Asia (Hirayama et al. 2000; Tong et al. 2012). Information on many xinjiangchelyids is limited, so making it difficult to establish their relationships, and indeed the monophyly of this group has been questioned (Rabi et al. 2010). Recently, Tong et al. (2011) performed a global phylogenetic analysis, based on a modified version of the phylogenetic proposal of Joyce (2007), and this indicated a node of Testudines grouping *Bashuchelys* sp. (Tong et al. 2011) and *Chuannanchelys dashanpuensis* (Fang, 1987), taxa identified there as members of Bashuchelyidae, and this clade was identified as the sister group of *Protoxinjiangchelys salis*. The lineage grouping these three taxa was part of a polytomy with *Xinjiangchelys latimarginalis* and *X. tianshanensis*. Therefore, Xinjiangchelyidae in the traditional sense and Bashuchelyidae can therefore not be recognized as two non-overlapping monophyletic clades in that analysis. The global phylogenetic analysis performed by Anquetin (2012), also based on the matrix of Joyce (2007), generated a poorly supported clade identified as Xinjiangchelyidae, comprising *Siamochelys peninsularis*, *Xinjiangchelys qiguensis* Matzke, Maisch, Sun, Pfretzschner, and Stöhr, 2004, *X. tianshanensis*, *X. latimarginalis*, and *Annemys levensis* Sukhanov and Narmandakh, 2006 (taxon reassigned to *Xinjiangchelys levensis* by Tong et al. 2012). In order to better understand the relationships among the members of Bashuchelyidae and Xinjiangchelyidae, Tong et al. (2012) proposed a new data matrix with only 24 characters, all of them referring to the shell, and with *Kavetachelys apris* as outgroup. They found a monophyletic Bashuchelyidae, comprising only the species *Bashuchelys youngi* Tong, Danilov, Ye, Ouyang, and Peng 2011 and *Bashuchelys zigongensis* (Ye, 1982), and this

was the sister group of the node grouping *Chuannanchelys dashanpuensis* and Xinjiangchelyidae. In addition to the members of *Protoxinjiangchelys* Tong, Danilov, Ye, Ouyang, and Peng, 2011, *Chengyuchelys* Young and Chow, 1953, *Tienfuchelys* Young and Chow, 1953, and *Xinjiangchelys* Ye, 1986. Tong et al. (2012) considered that Xinjiangchelyidae also contained another Asian taxon, *Yanduchelys* Peng, Ye, Gao, Shu, and Jiang 2005, and the European *Brodiechelys*, neither of them included in the analysis.

The new *Brodiechelys royo*i allows characterization of some previously unknown characters of this genus (Pérez-García 2012a), which are shared with the Asian members of Xinjiangchelyidae: the first dorsal rib is short and both the axillary and inguinal buttresses contact exclusively with the peripheral series.

Tong et al. (2012) proposed a new diagnosis for Xinjiangchelyidae. *Brodiechelys brodiei* and *Brodiechelys royo*i share with the exclusive combination of characters of Xinjiangchelyidae: shell height moderate to low domed (their character 1); first thoracic rib reduced (character 2); two or three suprapygals, being the last two suprapygals of similar width or the last one slightly wider (character 3); seventh to eleventh peripherals transversely expanded (character 5); pectoral and abdominal scutes similar in length or pectoral slightly longer (character 11); femoro-anal sulcus usually omega-shaped, reaching or extending onto the hypoplastron (character 12); three or four pairs of inframarginals (character 13). The node *Brodiechelys*, or at least one of its representatives, shows autapomorphies in other characters of the cited diagnosis. *B. royo*i has anterior peripherals with prominent guttered edges (character 4). However, *B. brodiei* does not share this character state. The members of *Brodiechelys* share with the Asian representatives of Xinjiangchelyidae the overlapping of some marginals on the lateral region of the costal plates (character 6). Nevertheless, the number of marginals that overlap the costals is lower than in the Asian taxa, being the fifth to seventh marginals in *B. brodiei* but only the fifth in *B. royo*i. The relationship between the size of the entoplastron and that of the epiplastra can be highly variable in the representatives of *Brodiechelys*, these two plates not always being similar in size (character 8). It is very different, for example, in the specimen of *B. brodiei* NHMUK R11173 (see Pérez-García 2012a: figs. 3F and 4F). Although in some *Brodiechelys* specimens, the entoplastron is quite large, in others it is very small (e.g., NHMUK R11173). Although this plate is longer than wide or as long as wide in some specimens, it also can be wider than long (e.g., NHMUK R6683; Pérez-García 2012a: figs. 3J and 4J) (character 9). The posterior sulcus of gulars and extragulars of *Brodiechelys* is not a straight line, and the pair of gulars is slightly (e.g., NHMUK R11146; Pérez-García 2012a: figs. 3K and 4K) or significantly (e.g., NHMUK R11174; Pérez-García 2012a: figs. 3G and 4G) overlapped onto the entoplastron (character 10). The midline sulcus of the plastron of some specimens is sinuous (character 14), but it is very little or not sinuous in others. It is slightly sinuous in some specimens of *B. brodiei* (e.g.,

NHMUK R6683, NHMUK R11146, and NHMUK R11147), but not in others (e.g., NHMUK R11173, NHMUK R11174). The presence of dorsal processes of the epiplastra (character 7) and musk ducts (character 15) has not been, until now, reported in this taxon.

The known material of *Larachelus morla* (see Pérez-García and Murelaga 2012b) also supports its assignment to Xinjiangchelyidae. However, it differs from the other members of this group in the presence of a single suprapygal plate, and in that, as in the case of the representatives of *Brodiechelys*, the pair of gular scutes is superimposed on the antero-medial region of the entoplastron.

We obtain three most parsimonious trees of 49 steps (CI = 0.531, RI = 0.803) as result of the inclusion of *Larachelus morla*, *Brodiechelys brodiei*, and *Brodiechelys royo*i in the data matrix of Tong et al. (2012) (Fig. 3B). The resulting majority rule tree basically coincides with that proposed by Tong et al. 2012. The clade that groups *Chuannanchelys dashanpuensis* and the members of Xinjiangchelyidae is characterized by the following synapomorphies: epiplastra with long midline contact (character 12 of the data matrix proposed by Tong et al. 2012); posterolateral process of epiplastron (character 13); weak or absent overlapping of entoplastron by intergulars (character 16); diamond shape of the entoplastron (character 23). The Xinjiangchelyidae share the absence of mesoplastra (character 15). The node grouping the *Xinjiangchelys* species and the three European taxa is diagnosed by: absence of overlapping of the tenth peripheral by the fifth vertebral (character 10); ligamentous plastron/carapace connection (character 11); oval shape of the entoplastron (character 23). The three European taxa are grouped by the presence of: strong overlapping of entoplastron by intergulars (character 16); middle part of the humeropectoral sulcus anterior to the base of the anterior lobe (character 17); diamond shape of the entoplastron (character 23). *Brodiechelys brodiei* and *Brodiechelys royo*i share a sutural plastron/carapace connection (character 11). *Brodiechelys brodiei* presents an autapomorphy in this analysis: straight sulcus between the third and fourth vertebrals (character 7).

Palaeobiogeographic implications.—The recent studies of *Brodiechelys brodiei* (Pérez-García 2012a) and some Spanish material (Pérez-García and Murelaga 2012b) support the presence of Xinjiangchelyidae outside Asia (Hirayama et al. 2000; Tong et al. 2012), and this is confirmed here with the new Spanish taxon.

Studies of Iberian Early Cretaceous sites, especially in the Arcillas de Morella Formation (Maestrazgo Basin), have revealed numerous terrestrial and freshwater reptile taxa with clear similarities with Hauterivian to Aptian Wealden faunas from northwest Europe (Canudo et al. 1996; Escaso et al. 2005; Torcida Fernández-Baldor 2006; Pereda-Suberbiola et al. 2007; Sánchez-Hernández et al. 2007; Buscalioni et al. 2008; Gasulla et al. 2009, 2011; Mateus et al. 2011). Holtz et al. (2004) proposed that the Greater Wealden, comprising localities of the Lower Cretaceous of England and continental

Europe, as well as comparable faunas of southern and central Europe, western North America, and Africa, share a common composition of dinosaur faunas. In general, the Iberian Wealden faunas share most of their members with localities of the Wealden Supergroup and its equivalents in Belgium, England, France and Germany (Naish and Martill 2001; Weishampel et al. 2004). Some areas in southern England (Wessex Sub-basin of the Isle of Wight and Dorset, Weald Clay of West Sussex and Surrey) and Belgium (Bernissart, in the Mons Basin) seem to have the greatest similarity with the Arcillas de Morella Formation, especially in its dinosaur and crocodile faunas (Gasulla et al. 2009, 2011).

Several freshwater and terrestrial turtles from the Iberian Hauterivian–Aptian interval are shared or are closely related to taxa from the European Wealden areas.

The two aquatic turtles from Bernissart include one, *Peltochelys duchastelii*, that is unique to that locality, and *Chitrasephalus dumonii*, which has recently been identified in Spain (Pérez-García 2012b). This taxon is present in both the eastern Cameros Basin (Hauterivian–Barremian of Tenadas del Jabali, Pinilla de los Moros Formation, Urbión Group) and in the western Cameros Basin (Barremian–Aptian of Torremuña, Enciso Group).

The English and Spanish records of turtles share members of Solemydidae (stem Testudines). A form closely related to the British taxon *Helochelydra nopsai*, from the Wessex Formation of the Isle of Wight, is identified in Morella and in two locations of the Cameros Basin (Barbadillo del Mercado and Cabezón de la Sierra, Pantano de la Cuerda del Pozo Formation/Castrillo de la Reina Formation, Urbión Group) (Pérez-García et al. 2011). A second member of Solemydidae is identified in the Early Cretaceous (Aptian and Albian) of Gargallo and Cabezo de las Eras (Teruel, Maestrazgo Basin). It could be closely related to the British *Plastremys*, from the Upper Greensand of the Isle of Wight (Albian–?earliest Cenomanian) and in the Cambridge Greensand (Albian) of Cambridge (Joyce et al. 2011; Pérez-García et al. 2011). Solemydidae is interpreted as a terrestrial group of turtles (Laparent de Broin and Murelaga 1999; Scheyer et al. 2012).

No Early Cretaceous freshwater turtle genus shared between United Kingdom and the Iberian Peninsula had been so far identified. However, the freshwater *Brodiechelys*, from the Vectis Formation of the Isle of Wight (Barremian–early Aptian, Wealden Group, Wessex Sub-basin, Wessex-Weald Basin), and recognized in the Hasting Group of Hastings (Sussex) (Berriasian–Valanginian of the Weald Sub-basin, Wessex-Weald Basin), is identified herein for the Iberian record (Early Aptian of the Morella Sub-basin).

The monophyly of Xinjiangchelyidae (Anquetin 2012; Tong et al. 2012) is supported, and the presence of Xinjiangchelyidae outside Asia is confirmed here. The European taxa *Brodiechelys brodiei*, *B. royo*i, and *Larachelus morla* are attributed to this clade. In addition, some poorly known European Early Cretaceous taxa, as well as new forms, have recently identified another freshwater clade also present in the synchronous Asian record. So, *Chitrasephalus dumonii* and

the recently described *Hoyasemys jimenezi* (Upper Barremian of Las Hoyas, Cuenca, Spain) and *Galvechelone lopezmartinezae* (Lower Barremian of Galve, Teruel, Spain), have been attributed to the clade comprising members of “Macrobaenidae” and “Sinemydidae” (Pérez-García et al. 2012; Pérez-García 2012b; Pérez-García and Murelaga 2012a).

Conclusions

Brodiechelys was a hitherto poorly known European taxon based on scarce material. New materials from the Early Cretaceous of the Iberian Range (Spain) indicate the presence of *Brodiechelys* outside the United Kingdom. We propose here that, as previously shown by terrestrial (e.g., dinosaurs) and freshwater reptiles (e.g., crocodiles), some groups of turtles also had a wide European distribution during the Early Cretaceous, including both terrestrial and freshwater representatives.

Brodiechelys royo, *B. brodiei*, and *Larachelus morla* are here attributed to Xinjiangchelyidae, a group of freshwater turtles whose presence had been confirmed exclusively from the Middle Jurassic to the Early Cretaceous of Asia. Recent studies have shown that Pan-Cryptodira was a very diverse lineage of turtles in the Early Cretaceous of Europe. The identification of Early Cretaceous European Xinjiangchelyidae and members of the clade that groups “Macrobaenidae” and “Sinemydidae” indicates a close biogeographical relationship in the Early Cretaceous between freshwater turtles of Eastern and Western Eurasia.

Acknowledgements

We thank Sandra Chapman (NHMUK) for access to material and Michael J. Benton (University of Bristol, UK), Walter G. Joyce (University of Tübingen, Germany), and an anonymous reviewer for comments and suggestions. This research received support from the SYNTHESIS Project <http://www.synthesys.info/>, which is financed by European Community Research Infrastructure Action under the FP7 Integrating Activities Programme. Adán Pérez-García is funded by the FPU subprogram (ref. AP2007-00873). The Willi Hennig Society sponsors TNT cladistics software.

References

- Andrews, C.A. 1921. On a new chelonian from the Kimmeridge Clay of Swindon. *Annals and Magazine of Natural History* 7: 145–153.
- Anquetin, J. 2012. Reassessment of the phylogenetic interrelationships of basal turtles (Testudinata). *Journal of Systematic Palaeontology* 10: 3–45.
- Batsch, G.C. 1788. *Versuch einer Anleitung, zur Kenntniss und Geschichte der Thiere und Mineralien*. 528 pp. Akademie Buchhandlung, Jena.
- Buscalioni, A.D., Fregenal, M.A., Bravo, A., Poyato-Ariza, F.J., Sanchiz, B., Báez, A.M., Cambra Moo, O., Martín Closas, C., Evans, S.E., and Marugán Lobón, J. 2008. The vertebrate assemblage of Buenache de la Sierra (Upper Barremian of Serranía de Cuenca, Spain) with insights into its taphonomy and palaeoecology. *Cretaceous Research* 29: 687–710.
- Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Omeñaca, J.I., and Soria, A.R. 1996. Estratigrafía y paleoecología de los vertebrados del Barremiense superior (Cretácico Inferior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Mas de las Matas* 15: 9–34.
- Dollo, M.L. 1885. Première note sur les chéloniens de Bernissart. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 3: 63–79.
- Escaso, F., Sanz, J.L., and Ortega, F. 2005. Un Konservat-Lagerstätte del Cretácico Inferior de Europa: Las Hoyas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)* 100: 221–233.
- Fang, Q.-R. 1987. A new species of Middle Jurassic turtle from Sichuan. *Acta Herpetologica Sinica* 6: 65–69.
- Gaffney, E.S. 1975. *Solnhofia parsonsi*, a new cryptodiran turtle from the Late Jurassic of Europe. *American Museum Novitates* 2576: 1–25.
- Gaffney, E.S. 1979. The Jurassic turtles of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 162: 93–135.
- Gaffney, E.S., Hutchison, J.H., Jenkins, F.A., and Meeker, L.J. 1987. Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. *Science* 237: 289–291.
- Gámez, D., Paciotti, P., Colombo, F., and Salas, R. 2003. La Formación Arcillas de Morella (Aptiense inferior), Cadena Ibérica oriental (España): caracterización sedimentológica. *Geogaceta* 34: 191–194.
- Gasulla, J.M., Ortega F., Pérez-García, A., Sanz, J.L., and Escaso, F. 2009. The vertebrates from the Arcillas de Morella Formation (Lower Aptian) of Morella, Spain. In: Á. Delgado-Buscalioni and M. Fregenal Martínez (eds.), *Abstracts of the 10th Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Teruel, Spain*, 169–170. Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, Teruel.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pereda-Suberbiola, X., Escaso, F., and Sanz, J.L. 2011. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* Owen, 1865, en el Cretácico Inferior de Morella (Castellón, España). *Ameghiniana* 48: 508–519.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., and Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Gray, J.E. 1842. Description of some new species of reptiles, chiefly from the British Museum collection. *The Zoological Miscellany* 1842: 57–59.
- Hirayama, R. 1998. Oldest known sea turtle. *Nature* 392: 705–708.
- Hirayama, R., Brinkman, D.B., and Danilov, I.G. 2000. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology* 7: 181–198.
- Holtz, T.R., Jr., Molnar, R.E., and Currie, P.J. 2004. Basal Tetanurae. In: D.B. Weishampel, P. Dodson, and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 71–110. University of California Press, Berkeley.
- Hooley, R.W. 1900. Note on a tortoise from the Wealden of the Isle of Wight. *Geological Magazine* 7: 263–265.
- Joyce, W.G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48: 3–102.
- Joyce, W.G., Chapman, S.D., Moody, R.T.J., and Walker, C.A. 2011. The skull of the solemydid turtle *Helochelydra nopsai* from the Early Cretaceous of the Isle of Wight (UK) and a review of Solemydidae. *Special Papers in Palaeontology* 86: 75–97.
- Joyce, W.G., Parham, J.F., and Gauthier, J.A. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78: 989–1013.
- Kaznyshkin, M.N., Nalbandyan, L.A., and Nesov, L.A. 1990. Middle and Late Jurassic turtles of Fergana (Kirghiz USSR). *Ežegodnik Vsesotz-nogo Paleontologičeskogo Obščestva* 32: 185–204.
- Lapparent de Broin, F. de and Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14: 135–211.
- Lydekker, R.A. 1889. On remains of Eocene and Mesozoic Chelonia and a tooth of (?) *Ornithopsis*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 45: 227–246.
- Mantell, G.A. 1844. *The Medals of Creation: or First Lessons in Geology and in the Study of Organic Remains*. 930 pp. H.G. Bohn, London.

- Marsh, O.C. 1890. Notice of some extinct Testudinata. *American Journal of Science* 3: 177–179.
- Mateus, O., Araújo, R., Natário, C., and Castaninha, R. 2011. A new specimen of the theropod dinosaur *Baryonyx* from the early Cretaceous of Portugal and taxonomic validity of *Suchosaurus*. *Zootaxa* 2827: 54–68.
- Matzke, A.T., Maisch, M.W., Sun, G., and Pfretzschner, H.-U. 2004. A new xinjiangchelyid turtle (Testudines, Eucryptodira) from the Jurassic Qigu Formation of the southern Junggar Basin, Xinjiang, north-west China. *Palaeontology* 47: 1211–1266.
- Naish, D. and Martill, D.M. 2001. Ornithomimid dinosaurs. In: D. Batten and D. Naish (eds.), *Dinosaurs of the Isle of Wight*, 60–132. Palaeontological Association, London.
- Nessov, L.A. 1995. On some Mesozoic turtles of the Fergana Depression (Kirgizstan) and Dzhungar Alatau Ridge (Kazakhstan). *Russian Journal of Herpetology* 2: 134–141.
- Nopcsa, F. 1928. Palaeontological notes on the reptiles. IV. *Helochelydra* and *Hylaeochelys*, two little known tortoises from the Wealden and Purbeck Formations. *Geologica Hungarica* 1: 44–84.
- Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 11: 60–204.
- Peng, G.-Z., Ye, Y., Gao, Y.-H., Shu, C.-K., and Jiang, S. 2005. *Jurassic Dinosaur Fauna in Zigong*. 236 pp. Sichuan Scientific and Technological Publishing House, China.
- Peng, J.-H. and Brinkman, D.B. 1993. New material of *Xinjiangchelys* (Reptilia: Testudines) from the Late Jurassic Qigu Formation (Shishugou Group) of the Pingfengshan locality, Junggar Basin, Xinjiang. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2013–2026.
- Pereda-Suberbiola, X., Fuentes, C., Mejjide, M., Mejjide-Fuentes, F., and Mejjide-Fuentes, M. 2007. New remains of the ankylosaurian dinosaur *Polacanthus* from the Lower Cretaceous of Soria, Spain. *Cretaceous Research* 28: 583–596.
- Pérez-García, A. 2011. Revisión de la serie tipo de *Peltochelys duchastelii* (Chelonii, Trionychoidea) del Cretácico Inferior de Bernissart (Bélgica). In: A. Pérez-García, F. Gascó, J.M. Gasulla, and F. Escaso (eds.), *Viajando a Mundos Prehistóricos. Ayuntamiento de Morella*, 249–260. Ayuntamiento de Morella, Morella.
- Pérez-García, A. 2012a. High diversity of pancryptodiran turtles in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research* 36: 67–82.
- Pérez-García, A. 2012b. The European Early Cretaceous cryptodiran turtle *Chitrasephalus dumonii* and the diversity of a poorly known lineage of turtles. *Acta Palaeontologica Polonica* 57: 575–588.
- Pérez-García, A. and Murelaga, X. 2012a. *Galvechelyone lopezmartinezae* gen. et sp. nov., a new cryptodiran turtle in the Lower Cretaceous of Europe. *Palaeontology* 55: 937–944.
- Pérez-García, A. and Murelaga, X. 2012b. *Laracheus morla* gen. et sp. nov., a new member of the little-known European Early Cretaceous record of stem cryptodiran turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 1293–1302.
- Pérez-García, A. and Ortega, F. 2011. *Selenemys lusitanica* gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Chelonii, Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 60–69.
- Pérez-García, A., de la Fuente, M.S., and Ortega, F. 2012. A new freshwater basal eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Spain. *Acta Palaeontologica Polonica* 57: 285–298.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Huerta, P., and Torcida Fernández-Baldor, F. 2011. Turtles from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range, Spain). *Cretaceous Research* 33: 145–158.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Torres, J.A., Viera, L.I., and Sáez-Benito, F.-R. 2010. Tortugas del Cretácico Inferior (Hauteriviense–Barremiense) de La Rioja (Cuenca de Cameros, España). *Geogaceta* 48: 87–90.
- Rabi, M., Joyce, W.G., and Wings, O. 2010. A review of the Mesozoic turtles of the Junggar Basin (Xinjiang, northwest China) and the paleobiogeography of Jurassic to Early Cretaceous Asian testudines. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 90: 259–273.
- Salas, R., Colombo, F., Gámez, D., Gómez, B., Gasulla, J.M., Martín-Closas, C., Moratalla, J., Panciotti, P., Querol, X., and Solé de Porta, N. 2003. *Guía de la Excursión. 19ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Sociedad Española de Paleontología, Spain*, 1–31. Sociedad Española de Paleontología, Albarracín.
- Sánchez-Hernández, B., Benton, M.J., and Naish, D. 2007. Dinosaurs and other fossil vertebrates from the Late Jurassic and Early Cretaceous of the Galve area, NE Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 249: 180–215.
- Scheyer, T.M., Pérez-García, A., and Murelaga, X. 2012. Bone microstructure of selected fossil turtle shell plates from the Cretaceous of Spain (Solemydidae and Dortokidae). In: W.G. Joyce, J.A. Corsini, I. Werneburg, and M. Rabi (eds.), *Abstracts Book of the Symposium on Turtle Evolution*, 39. University of Tübingen, Germany.
- Sterli, J. and de la Fuente, M.S. 2011. A new turtle from the La Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian), Patagonia, Argentina, with remarks on the evolution of the vertebral column in turtles. *Palaeontology* 54: 63–78.
- Sukhanov, V.B. and Narmandakh, P. 2006. New taxa of Mesozoic turtles from Mongolia. In: I. Danilov and J.F. Parham (eds.), *Fossil Turtle Research, Vol. 1. Russian Journal Herpetology* 13 (Supplement): 119–127.
- Tong, H., Buffetaut, E., and Suteethorn, V. 2002. Middle Jurassic turtles from southern Thailand. *Geological Magazine* 139: 687–697.
- Tong, H., Danilov, I., Ye, Y., Ouyang, H., and Peng, G.-Z. 2011. Middle Jurassic turtles from Sichuan Basin, China: a review. *Geological Magazine* 149: 675–695.
- Tong, H., Danilov, I., Ye, Y., Ouyang, H., Peng, G., and Li, K. 2012. A revision of xinjiangchelyid turtles from the Late Jurassic of Sichuan Basin, China. *Annales de Paléontologie* 98: 73–114.
- Torcida Fernández-Baldor, F. 2006. Restos directos de dinosaurios en Burgos (Sistema Ibérico): un balance provisional. In: F. Torcida Fernández-Baldor and P. Huerta Hurtado (eds.), *Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, 105–128. Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas, Salas de los Infantes, Burgos.
- Weishampel, D.B., Barrett, P.M., Coria, R.A., Le Loeuff, J., Xu, X., Xijun, Z., Sahni, A., Goman, E.M.P., and Noto C.R. 2004. Dinosaur distribution. In: D.B. Weishampel, P. Dodson, and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, 335–342. University of California Press, Berkeley.
- Ye, X.-K. 1982. Middle Jurassic turtles from Sichuan, SW China. *Vertebrata Palasiatica* 20: 282–90.
- Ye, X.-K. 1986. A Jurassic turtle from Junggar, Xinjiang. *Vertebrata Palasiatica* 24: 171–181.
- Young, C.C. and Chow, M.C. 1953. New fossil reptiles from Szechuan, China. *Acta Scientia Sinica* 2: 216–243.

Appendix 1

Scored characters for the taxa included in the data matrix of Tong et al. (2012)

Brodiechelys brodiei: 1, 1; 2, 1; 3, 0; 4, 1; 5, 0; 6, 1; 7, 1; 8, 0; 9, 0; 10, 1; 11, 0; 12, 1; 14, 2; 15, 1; 16, [01]; 17, 0; 18, 1; 19, 1; 20, 1; 21, 0; 22, 1; 23, [12]; 24, [01].

Brodiechelys royi: 1, 1; 2, 1; 3, 0; 4, 1; 5, 0; 6, 1; 7, 0; 8, 0; 9, 0; 11, 0; 12, 1; 14, 2; 15, 1; 16, 0; 17, 0; 18, 1; 19, 1; 20, 1; 21, 0; 22, 1; 23, 1; 24, 1.

Larachelus morla: 2,1; 4, 1; 6, 0; 7, 0; 8, 0; 10, 1; 11, 1; 12, 1; 14, 2; 15, 1; 16, 0; 17, 0; 18, 1; 19, 1; 20, 1; 21, 0; 22, 1; 23, 1.

Scored characters for the taxon included in the data matrix of Sterli and de la Fuente (2011)

Brodiechelys royi: 73, 0; 74, 0; 75, 1; 76, 1; 77, 0; 78, 0; 79, 1; 81, 0; 82, 1; 83, 0; 84, 0; 85, 2; 86, 1; 87, 1; 88, 1; 89, 0; 90, 0; 91, 0; 92, 1; 93, 1; 94, 1; 95, 0; 96, 0; 97, 0; 98, 0; 99, 2; 100, 0; 101, 0; 102, 0; 103, 0; 104, 0; 105, 0; 106, 0; 107, 0; 108, 1; 109, 0; 110, 0; 111, 0; 112, 0; 113, 1; 114, 0; 127, 2.



Contents lists available at ScienceDirect

Cretaceous Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/CretRes



Eodortoka morellana gen. et sp. nov., the first pan-pleurodiran turtle (Dortokidae) defined in the Lower Cretaceous of Europe

A. Pérez-García^{a,*}, J.M. Gasulla^b, F. Ortega^c

^a Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, C/ José Antonio Novais 2, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, Spain

^b Unidad de Paleontología, Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid, C/ Darwin 2, 28049 Madrid, Spain

^c Grupo de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNED, C/ Senda del Rey 9, 28040 Madrid, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 2 November 2013

Accepted in revised form 21 December 2013

Available online

Keywords:

Pan-Pleurodira

Dortokidae

Early Cretaceous

Europe

Morella

ABSTRACT

Dortokidae is a relatively poorly-known clade of Pan-Pleurodira, exclusively recognized in Europe. It is the only clade of Laurasiatic pan-pleurodirans known in the post-Jurassic record. Its presence has been recognized in several locations and ages. However, only two nominated valid taxa have been described so far: the western European Upper Cretaceous *Dortoka vasconica*, and the Romanian late Paleocene *Ronella botanica*. A new dortokid is studied here, *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov. This new taxon is the oldest nominated dortokid, coming from the lower Aptian (Lower Cretaceous) of the Spanish town of Morella. It shows several primitive characters not shared with the so far described dortokids, such as the presence of mesoplastra and the absence of overlap of the second pair of pleural scutes onto the first pair of costal plates. The comparison of *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov. with other specimens allows us to recognize the presence of two members of Dortokidae in the Iberian Lower Cretaceous record. This study shed light on the early evolution of Dortokidae, as well as on the systematic and paleobiogeography of this clade.

© 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The record of Pan-Pleurodira sensu Joyce et al. (2004) is very abundant and diverse in the uppermost Cretaceous of Europe (Lapparent de Broin, 2001). In fact, Bothremydidae is the best represented group of turtles from Santonian to Maastrichtian levels of Europe (Pérez-García et al., 2012a). Several forms of this clade of Pleurodira with a continental North-Gondwanan origin, came to Europe from Africa apparently by the sea coasts (Broin, 1988). This group coexisted in Europe with a lineage of the stem Pleurodira sensu Joyce et al. (2004), considered as endemic to this continent: Dortokidae (Lapparent de Broin and Murelaga, 1999). The only member of Dortokidae described and correctly nominated in the Cretaceous is the type species *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, 1996, defined in the upper Campanian site of Laño (Treviño County, Burgos, Spain). This genus has also been identified in other Campanian and Maastrichtian sites of Spain and of Southern and Southeastern France (Lapparent de Broin et al., 2004; Pérez-García et al., 2012b). *Dortoka vasconica* has recently been reviewed and analyzed in detail (Pérez-García et al., 2012b).

Dortokidae is the only Laurasiatic clade of Pan-Pleurodira recognized in the post-Jurassic record. However, the information available on this lineage is extremely limited prior to the uppermost Cretaceous.

Dortokidae has also been reported in Santonian to Maastrichtian levels of Eastern Central Europe (Vremir and Rabi, 2011; Pérez-García et al., 2012b; Rabi et al., 2013), represented by undefined taxa and by "*Muehlbachia nopscai*" Vremir and Codrea, 2009, posteriorly identified as *nomen nudum* (Vremir and Rabi, 2011) or *nomen invalidum* (Rabi et al., 2013). This clade has also been recorded in the upper Paleocene of Romania, where *Ronella botanica* Lapparent de Broin, 1999, in Gheerbrant et al., 1999 was defined.

The information on the pre-Santonian record of Dortokidae is very limited, being restricted to two references. Vullo et al. (2010) identified two incomplete specimens from the Cenomanian of Charentes (France), attributed to a left pubis and a left ischium, as cf. Dortokidae. Murelaga Bereikua (1998) attributed few disjointed and fragmentary elements, from the Barremian of Vallipón (Teruel, Spain) to Dortokidae indet. The latter represented the only certified reference to a member of Pan-Pleurodira in Lower Cretaceous levels of Europe (Pérez-García et al., 2012c). Therefore, no representative of Pan-Pleurodira had yet been nominated at

* Corresponding author. Tel.: +34 914130495.

E-mail address: paleontologo@gmail.com (A. Pérez-García).

generic or specific levels in European Cretaceous levels prior to the Santonian.

New specimens of turtles have been recently found in the lower Aptian of the Arcillas de Morella Formation, in Morella (Castellón, Spain) (Pérez-García et al., 2013) (Fig. 1). These specimens are studied here. The fossil record of this Formation is very relevant and, in particular, that corresponding to several clades of reptiles (Gasulla et al., 2009). The first findings of turtles performed in that locality occurred in the nineteenth century (Pérez-García and Ortega, 2009). A relatively abundant fauna of turtles is currently recognized in the fossil record of Morella, composed by a member of Solemydidae

(stem Testudines) closely related to the British *Helochelydra nopcsai*; the xinjiangchelyid *Brodiechelys royi* (stem Cryptodira), from which this is the type locality; and, at least, two indeterminate members of the crown Cryptodira (Pérez-García et al., 2011, 2012c, in press). The new specimens analyzed here extend this diversity, being assigned to Pan-Pleurodira and, more specifically, to Dortokidae. This finding confirms the presence of Dortokidae in the Lower Cretaceous, and allows to describe a new taxon, *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov., the first pan-pleurodiran member nominated in the Lower Cretaceous of Europe. This taxon presents several primitive character states in relation to the hitherto defined members of Dortokidae,

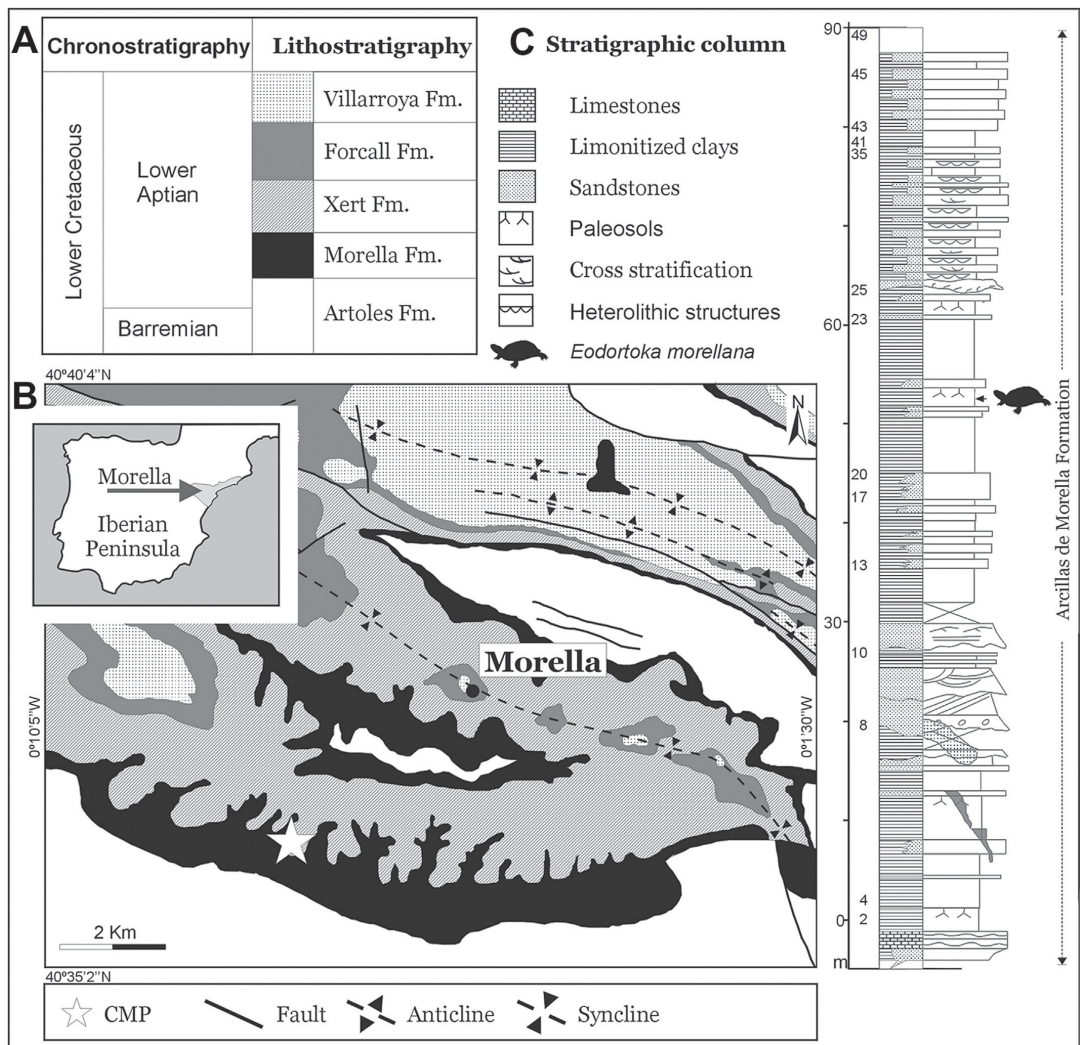


Fig. 1. Geographical and geological situation of the type locality of *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov. A, simplified diagram of the chronostratigraphy and lithostratigraphic units of the Maestrazgo basin close to the Mas de la Parreta quarry (CMP); B, simplified geological map showing the location of Morella (Castellón, Spain) and of the Mas de la Parreta quarry; C, simplified stratigraphic column of the quarry showing the stratigraphic position of the level which provided the remains of the new dortokid.

shedding light on the early evolution of this clade and on its paleobiogeography.

Institutional abbreviations. CMP, Collection of the Mas de la Parreta quarry, housed in the Valltorta Museum, Tírig, Castellón, Spain; MCNA, Museo de Ciencias Naturales de Alava, Vitoria-Gasteiz, Spain.

2. Geological and paleontological setting

The specimens of turtles described in this paper come from the Mas de la Parreta quarry, located about 4 km southwest of the town of Morella (Castellón, España) (Fig. 1). The abundant fossil record identified of this quarry comes from the Arcillas de Morella Formation. It represents a transgressive–regressive sedimentary episode at the base of the early Aptian (Salas et al., 2003). This Formation, with a thickness close to 100 m, consists of red clays, sandstones, conglomerates, green marls and limestones. It is located between the marine carbonate deposits of the Calizas y Margas de Artoles Formation (Barremian), and of the Calizas y Margas de Xert Formation (early Aptian) (Gàmez et al., 2003).

As a result of the paleontological activity mainly developed in the Mas de la Parreta quarry, a high diversity of vertebrates has been recognized in the Arcillas de Morella Fm. Sharks closely related to Hybodontiformes are represented. Cranial and postcranial elements of, at least, four bony fishes taxa assigned to Semionotiformes, Pycnodontiformes, Ichthyodectiformes and Folidoriformes are relatively common there. Amphibians, squamates and pterosaurs are scarcely represented. Abundant material of turtles has been reported, corresponding to appendicular and cranial bones, shells and isolated plates of several taxa, so far none of them assignable to Dortokidae. Different morphotypes of teeth and vertebrae of plesiosaurs, some of them attributed to Elasmosauridae, have also been recognized. Other common remains there are cranial bones, teeth and postcranial elements of crocodiles, represented by the atopsosaur *Theriosuchus* and other neosuchians such as *Goniopholis* and *Bernissartia*. However, the best represented group, given the abundance and diversity, is that of the dinosaurs. Representatives of the European Early Cretaceous main clades are present: theropods, sauropods, thyreophorans and ornithopods (Gasulla, 2005; Gasulla et al., 2009, 2011a, 2011b, 2012; Ortega et al., 2006; Pérez-García et al., in press).

3. Systematic paleontology

Testudinata Klein [in Behn], 1760

Testudines Treviranus, 1802

Pan-Pleurodira Joyce, Parham and Gauthier, 2004

Dortokidae Lapparent de Broin and Murelaga, 1996

Eodortoka morellana, gen. et sp. nov.

Figs. 2, 3, 4

Holotype. CMP-MS3, a left hyoplastron (Fig. 3A).

Paratypes. CMP-MS80, a nuchal plate (Fig. 2A); CMP-MS108, a first right costal (Fig. 2B); CMP-MS108, the medial region of a first left costal (Fig. 2F); CMP-MS182, a third left costal plate (Fig. 2C); CMP-MS99, the medial region of a posterior costal, probably the sixth left costal (Fig. 2D); CMP-MS120, a posterior peripheral plate, probably the eleventh right peripheral (Fig. 2E); CMP-MS40, a right hyoplastron (Fig. 3E); CMP-MS28, a fragment of mesoplastron (Fig. 3B); CMP-MS181, a left hypoplastron (Fig. 3C); CMP-MS179, a right hypoplastron (Fig. 3F); CMP-MS196, the medial region of a left hypoplastron (Fig. 3G); CMP-MS26, the antero-lateral region of a

right hypoplastron (Fig. 3H); CMP-MS113, a left xiphiplastron (Fig. 3D). All of them from the type locality and horizon.

Locality and horizon. Mas de la Parreta quarry, Morella, Castellón, Morella Sub-basin, Maestrazgo Basin, Iberian Range, Spain (Fig. 1). Arcillas de Morella Formation, early Aptian (Gàmez et al., 2003; Salas et al., 2003).

Etymology. The generic name is composed by the terms *Eo-*, Greek for dawn, representing the oldest named genus of Dortokidae; and *-dortoka*, basque for turtle, the name of the type genus of this clade. The specific name refers to Morella, the town where the Mas de la Parreta quarry is located.

Diagnosis. *Eodortoka morellana* is a small dortokid which differs from the other members of this clade due to the primitive presence of mesoplastra; the absence of the derived condition of having the anterior region of the second pair of pleural scutes overlapping onto the first pair of costal plates; and the presence of a cervical scute with an autapomorphic morphology, being its lateral margins posteriorly parallel, but remarkably divergent anteriorly, this scute reaching the antero-medial margins of the first pair of peripherals. It shares with *R. botanica*: poor development or absence of crests and ridges in the medial area of all the known plates of the middle and posterior region of the costal series; relatively short scars of the axillary processes, not contacting the second pair of costals; absence of carapace fontanelles; pubic scars exclusively located on the xiphiplastra, not contacting the hypoplastra. It shares with *D. vasconica*: absence of overlap or contact of the pectoral scutes with the entoplastron; short posterior marginals; proximity of the femoro-anal sulcus to the hypoplastra–xiphiplastral sutures.

4. Description

4.1. Plates

A well-developed microreticulation is present in the outer surface of all the plates of both the carapace and the plastron of *Eodortoka morellana* (Figs. 2G–H, 3I–K). In addition, a relatively strong ornamentation, composed by crests and ridges, is present in the medial region of the carapace. It is observed on the nuchal plate (in the medial area corresponding to the first vertebral scute) (Fig. 2A), and on the postero-medial region of the first pair of costals (region corresponding to the antero-lateral area of the second vertebral) (Fig. 2B, F). However, this pattern of well-developed crests and ridges is not present on the few preserved plates corresponding to the other pairs of costals of the new dortokid: the medial region of a posterior costal, probably a sixth costal (Fig. 2D), and in another one with an intermediate position in the costal series, identified as a third costal (Fig. 2C). The presence of crests and ridges is also recognized on the antero-lateral region of the femoral scutes in some specimens (Fig. 3C) but is absent in others (Fig. 3F).

The plates of *E. morellana*, and particularly those of the plastron, are thick. The nuchal plate constitutes the anterior margin of the carapace, preventing the medial contact of the first pair of peripherals (Fig. 2A). Its anterior margin is straight, lacking a notch. The antero-lateral margins of this plate are not parallel, but they anteriorly converge. The complete preserved first costal is relatively long (Fig. 2B), this length being equivalent to approximately three quarters of its width. The first thoracic rib is very short, being in contact with the medial part of second rib. The axillary processes are in contact with the first pair of costals, but not with the second one. The scars of these processes are relatively short, situated in the

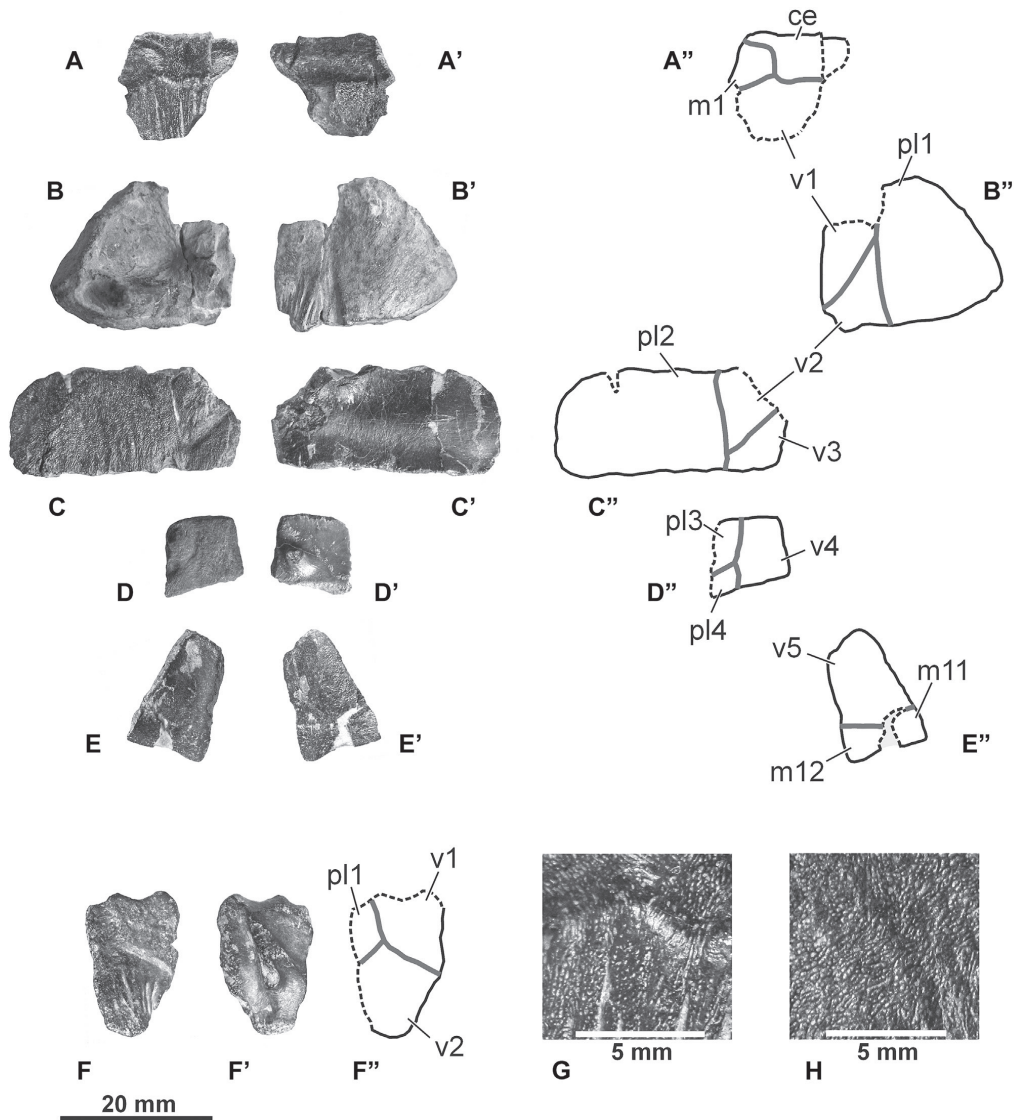


Fig. 2. Plates of the carapace of the type series of *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov., from the lower Aptian of the Arcillas de Morella Fm., in the Spanish town of Morella. All of them in dorsal and ventral views, and accompanied by a schematic drawing. A, CMP-MS80, nuchal; B, CMP-MS108, first right costal; C, CMP-MS182, third left costal; D, CMP-MS99, medial region of a posterior costal, probably the sixth left costal; E, CMP-MS120, posterior peripheral plate, probably the eleventh right peripheral; F, CMP-MS108, medial region of a first left costal. G–H, detail of the ornamentation pattern of the nuchal CMP-MS80 (G) and costal plate CMP-MS182 (H). Abbreviations for the scutes: ce, cervical; m, marginal; pl, pleural; v, vertebral.

lateral region of the first pair of costals. The posterior and postero-lateral margins of the first pair of costals are not thinned, and have a well-developed suture with the second pair of costals and with the peripherals. The well-developed costals (see Fig. 2C) and their contacts with the peripherals show that these specimens lack carapace fontanelles. The preserved peripheral plate (Fig. 2E), probably corresponding to the eleventh right peripheral, is very long relative to its width.

The plastral lobes are relatively long. The preserved hyoplastra (Fig. 3A, E) shows that the latero-posterior margins of the entoplastron were straight, this plate being rhombic. This taxon has a well-developed pair of mesoplastra, laterally located (see Fig. 3A–C, F, H). The contact hypoplastron–xiphiplastron is complex due to the development of an antero-lateral expansion of the xiphiplastron and to the longitudinal development of the hypoplastron medially to this expansion (see Fig. 3C–D). The known anal notch is

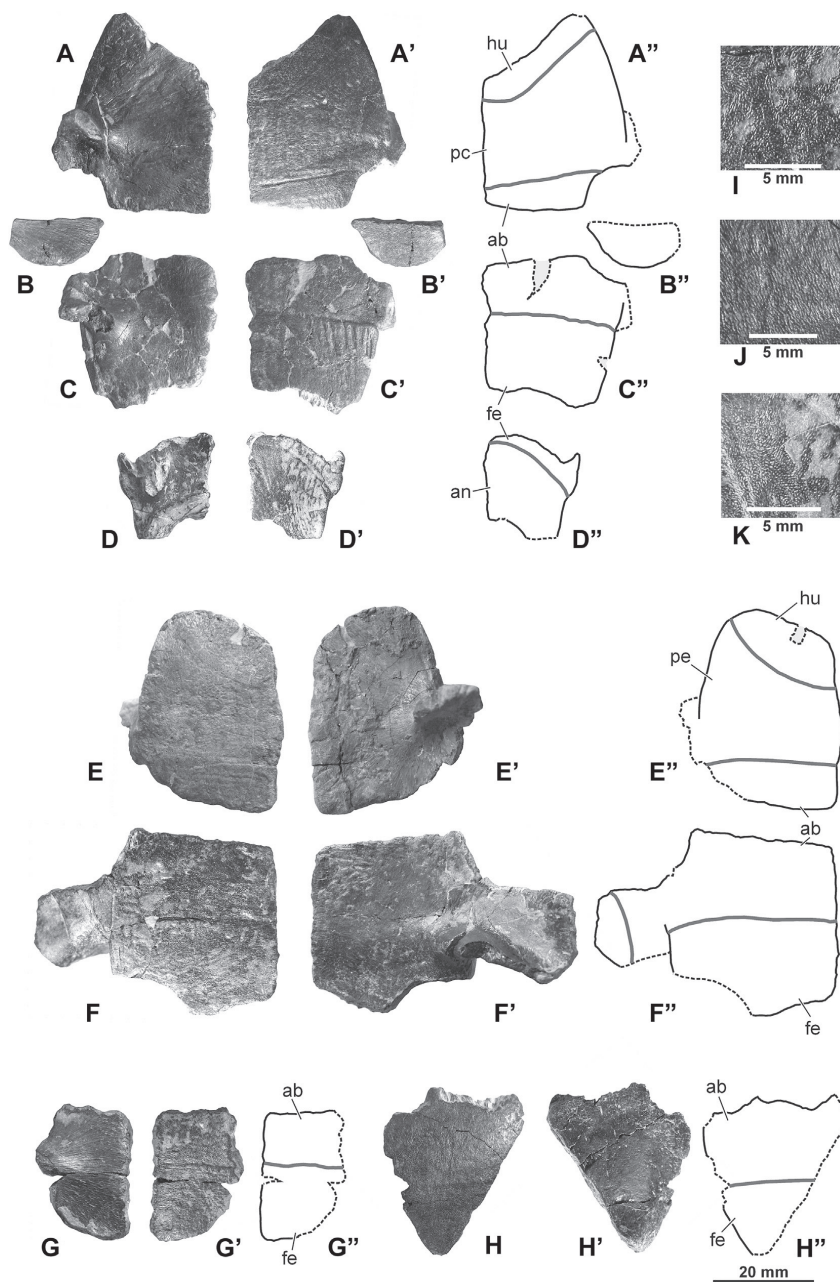


Fig. 3. Plates of the plastron of the type series of *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov., from the lower Aptian of the Arcillas de Morella Fm., in the Spanish town of Morella. All of them in dorsal and ventral views, and accompanied by a schematic drawing. A, CMP-MS3, left hypoplastron; B, CMP-MS28, fragment of mesoplastron; C, CMP-MS181, left hypoplastron; D, CMP-MS113, left xiphiplastron; E, CMP-MS40, right hypoplastron; F, CMP-MS179, right hypoplastron; G, CMP-MS196, medial region of a left hypoplastron; H, CMP-MS26, antero-lateral region of a right hypoplastron. I–K, detail of the ornamentation pattern of the hypoplastron CMP-MS179 (I), hypoplastron CMP-MS26 (J), and xiphiplastron CMP-MS113 (K). Abbreviations for the scutes: ab, abdominal; an, anal; fe, femoral; hu, humeral; pc, pectoral.

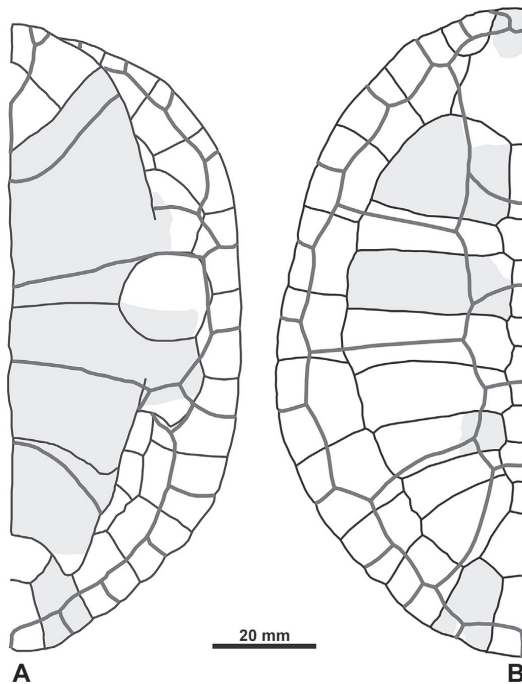


Fig. 4. Reconstruction of *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov., from the lower Aptian of the Arcillas de Morella Fm., in the Spanish town of Morella. A, ventral view of the shell; B, carapace. The shaded regions represent the preserved elements. Modified from the reconstructions of the dortokid *Dortoka vasconica* proposed by Lapparent de Broin and Murelaga (1999).

rounded and deep (Fig. 3D). The long ischiatic scars are probably reaching a region near the xiphiplastral points (Fig. 3D). The pubic scars are exclusively located on the xiphiplastron, not contacting the hypoplastra–xiphiplastron sutures.

4.2. Scutes

Eodortoka morellana has a cervical scute (Fig. 2A). The posterior halves of its lateral margins are parallel. However, they are remarkably divergent anteriorly, this scute reaching the antero-medial margins of the first pair of peripherals. The vertebral scutes are narrow (Fig. 2B–D, F). The second pair of pleurals does not overlap the first pair of costals (Fig. 2B). The posterior marginals are short (Fig. 2E).

The humero-pectoral sulcus is antero-laterally directed (Fig. 3A, E). It is not in contact with the entoplastron. Postero-laterally, the pectoro-abdominal sulcus is in contact with the anterior margin of the mesoplastra (Fig. 3A). The anal scutes are not in contact with the hypoplastra, but the distance between this pair of plates and the femoro-anal sulcus is very short near the sagittal plane (Fig. 3C–D, F, G).

5. Discussion

5.1. Comparisons

The taxon described here shares an autapomorphic ornamental pattern with the so far described members of the clade of

Pan-Pleurodira Dortokidae (composed by well-developed micro-reticulation in the outer surface of all the shell plates, combined with strong ornamentation of crests and ridges in the medial area of the carapace), and an exclusive combination of characters, including: very thick plates, particularly the plastral ones; long first costal plate relative to its width; reduced first thoracic rib; narrow vertebral scutes; humero-pectoral sulcus antero-laterally directed (Lapparent de Broin and Murelaga, 1999; Lapparent de Broin et al., 2004).

This primitive representative of Dortokidae from the lower Aptian of Morella differs from those hitherto described and specifically named taxa, the uppermost Cretaceous *Dortoka vasconica* and the late Paleocene *Ronella botanica*, in some characters hitherto considered as diagnostic of Dortokidae (sensu Lapparent de Broin et al., 2004). *Eodortoka morellana* has a pair of mesoplastra, in contact with the postero-lateral margins of the hyoplastra and the antero-lateral margins of the hypoplastra. Therefore, the absence of mesoplastra is a derived character shared by *D. vasconica* and by *R. botanica*. The loss of the mesoplastra convergently occurs in other lineages of Pan-Pleurodira. For example, the South American taxon *Araripemys barretoii* (Araripemydidae) lacks these plates, but the synchronous African araripemydid *Taquetochelys decorata* has a pair of mesoplastra (see Broin, 1980). In the same way, although the Mesozoic representatives of Chelidae are characterized by the presence of a pair of mesoplastra, these plates disappear in this lineage, as can be observed in the Cenozoic and extant taxa (Lapparent de Broin et al., 2004). Due to the absence of the sulcus between the first two pairs of pleural scutes on the first pair of costals, we interpret that the posterior margin of the first pair of pleurals of *E. morellana* overlaps the second pair of costal plates, as in the other non-dortokid members of Pan-Pleurodira. Therefore, the condition of having a short first pair of pleurals, partly (in the case of *D. vasconica*) or completely (in the case of *R. botanica*) excluded from the second pair of costals, is also a derived character within the clade Dortokidae. The identification of primitive and derived states of the characters discussed here follows Lapparent de Broin and Murelaga (1999) and Lapparent de Broin et al. (2004) (see discussion on both papers), which are consistent with the conclusions reached by our personal observations.

Eodortoka morellana shares with *R. botanica*, but not with *D. vasconica*, several primitive characters: poor development or absence of crests and ridges in the medial area of the costals; development of the scars of the axillary processes less than 1/3 of the width of each of the plates of the first pair of costals; absence of a thickening corresponding to the contact of these processes with the second pair of costals; postero-lateral edge of the first pair of costals not thinned, corresponding to a region of well-developed suture with the second pair of costals and with the peripheral plates with which it contact; pelvis not advanced forwards, being the pubic scars exclusively located on the xiphiplastron, not prolonged onto the back border of the hypoplastra or in contact with that pair of plates; long ischiatic scars, reaching a region near the xiphiplastral points.

Eodortoka morellana is a small dortokid, closer to the 15 cm in length estimated for *D. vasconica* than to the size up to 34 cm characterizing *R. botanica* (Lapparent de Broin et al., 2004). *Eodortoka morellana* and *D. vasconica* differ from some specimens of *R. botanica* in the primitive absence of overlap of the pectoral scutes on the entoplastron or of their contact with this plate. Although the layout of the femoro-anal sulcus of *D. vasconica* is highly variable, with the anal scutes medially overlapping or not the hypoplastra, the proximity of this sulcus to the hypoplastra–xiphiplastron sutures in *E. morellana* is shared with some specimens of that taxon, this distance being much greater in the case of the known specimens of *R. botanica* (i.e. more primitive in the case of *R. botanica*).

The recent revision of *D. vasconica* (see Pérez-García et al., 2012b), incorporating abundant unpublished specimens from the type locality, allowed expanding its previously known range of variability (see Lapparent de Broin and Murelaga, 1999). This demonstrated that characters such as the width/length ratio of the first pair of costals, the morphology of the lateral margins of the xiphiplastra, and the morphology and length of the anal notch, are variable in *D. vasconica*, but also in *R. botanica* (Pérez-García et al., 2012b). The presence of variability in the morphology of the humero-pectoral sulcus and in its distance to the entoplastron has been reported in *D. vasconica* (Pérez-García et al., 2012b), being also variable in *R. botanica*. Therefore, the differences observed when comparing the specimens of *E. morellana* CMP-MS3 (Fig. 3A) and CMP-MS40 (Fig. 3E) fall within the range of the specific variability previously recognized for members of Dortokidae. Crests and ridges, subparallel to the axial plane, are present in the antero-lateral region of the femoral scutes of the specimen of *E. morellana* CMP-MS181 (Fig. 3C). However, they are absent in CMP-MS179 (Fig. 3F). The presence or absence of this ornamental pattern in that region is also recognized as variable in *D. vasconica*, being present in specimens such as MCNA 6557, MCNA 6696 and 6968; but absent in others such as MCNA 1862, MCNA 6314, MCNA 6855, all of them from its type locality. This pattern has also been recognized in some specimens of *Dortoka* sp. from the Upper Cretaceous of France (see Figs. 18 and 20 in Plate 3 of Lapparent de Broin and Murelaga, 1999). The morphology of the contact between the vertebral scutes has also been recognized as highly variable in this clade (Pérez-García et al., 2012b).

Some specimens of *D. vasconica* have a cervical, but others lack this scute (Lapparent de Broin and Murelaga, 1999; Pérez-García et al., 2012b). This character has also been recognized as variable in material of *Dortoka* sp. from the Upper Cretaceous of France (Lapparent de Broin and Murelaga, 1999). The primitive condition of having a cervical scute is present in the known material of *R. botanica* (Lapparent de Broin et al., 2004). The lateral margins of the cervical of both taxa are parallel. Therefore, the morphology described for *E. morellana* is unique to this taxon. The absence of nuchal notch observed in *E. morellana* is shared with *R. botanica*, as well as with the specimens of *D. vasconica* lacking cervical scute.

The only material of Dortokidae so far identified in the Lower Cretaceous record corresponds to some few disjointed and fragmentary elements from the Barremian of another Spanish town, Vallipón (Teruel) (Murelaga Bereikua, 1998). The plates recognized there are the proximal region of a costal plate, possibly the third one, lacking its medial margin; the postero-lateral region of a right hypoplastron; and a left xiphiplastron, with several of its margins broken. Due to the limited information available, this material was attributed to Dortokidae indet. (Murelaga Bereikua, 1998). However, despite the limited availability of characters, it is possible to identify it as a taxon different to *E. morellana*. Thus, it has sharp close and more or less parallel crests on the costals, similar to those present in *D. vasconica*, but absent in *E. morellana* and *R. botanica*. Furthermore, it shares exclusively with *D. vasconica* the thickening in the posterior region of the hypoplastron, corresponding to an ischium scar not restricted to the xiphiplastron. Murelaga Bereikua (1998) interpreted that the femoro-anal sulcus could have overlapped the posterior region of the hypoplastron, this character being exclusively shared with some representatives of *D. vasconica*. Therefore, due to the sharing of several derived characters between the taxon of the Barremian of Vallipón and the Campanian *D. vasconica*, we support here their close phylogenetic relationship proposed by Lapparent de Broin et al. (2004). In fact, the finding of an ilium in Vallipón also allows recognizing other characters, not preserved in the material from Morella, as shared with *D. vasconica* but not with *R. botanica* (Lapparent de Broin et al., 2004). This

allows us to identify the presence of two dortokids in the Iberian Lower Cretaceous. Although the taxon recognized in the Barremian is a form closely related to *D. vasconica*, the Aptian *E. morellana* is a taxon with a more ancient divergence with regard to *D. vasconica*.

Besides *R. botanica*, material of one or, possibly, several closely related and so far undetermined members of Dortokidae, has been recognized in other regions of Eastern Central Europe: Santonian of the Csehbánya Fm., in Western Hungary; lower Campanian of the Gosau Group, in Austria; and Maastrichtian deposits of the Transylvanian and Hateg basins, in Romania (see Rabi et al., 2013). Recently, Rabi et al. (2013) figured and preliminarily described some of these specimens. The material recognized there shares with the taxa defined in the uppermost Cretaceous (*D. vasconica*) and in the Paleocene (*R. botanica*), but not with the taxon from the Lower Cretaceous (*E. morellana*), the derived condition of having the second pair of pleurals overlapping the posterior region of the first pair of costals. The observed condition is closer to that of *R. botanica* than to that of *D. vasconica* because the first pair of pleurals does not reach or only slightly overlaps the second pair of costals. These specimens lack the derived ornamentation recognized in *D. vasconica*, sharing with the other two taxa the presence of crests and ridges slightly marked or absent on the costal plates. In addition, they retain the primitive condition, also identified in *E. morellana* and *R. botanica*, in relation to the position of the scars of the pubis, which are entirely situated on the xiphiplastra. Vremir (2010) recognized in the Maastrichtian material of Romania, and Rabi et al. (2013) recognized in the Santonian material of Hungary as in this Romanian Maastrichtian material, specimens in which the pectorals medially overlap the entoplastron. This is shared with some specimens of *R. botanica*, but not with *E. morellana* or *D. vasconica*. In fact, this situation has been recognized as slightly more derived than that present in *R. botanica* because that the humero-pectoral sulcus is situated close to half of the length of the entoplastron (Rabi et al., 2013).

5.2. Systematic and paleobiogeography

The hypotheses about the evolution, systematics and paleobiogeography of Dortokidae, group of which only two taxa had been defined, were as yet little sustained due to the limited available information. Lapparent de Broin et al. (2004) proposed that the dortokid from the Barremian of Vallipón could be closely related to *Dortoka vasconica*, both taxa constituting a lineage separate from that to which *Ronella botanica* belongs. The hypothesis that the Eastern Central European Santonian to Campanian dortokid faunas represents a separate lineage compared to the dortokids from Western Europe was supported, in a preliminary way, by Rabi et al. (2013). However, they indicated that the phylogenetic relationships of *R. botanica* with these taxa were unclear.

The study of the new taxon from the Aptian of Morella, and its comparison with the material of Dortokidae so far described, taking into account the information provided in recently published papers (e.g. Pérez-García et al., 2012b; Rabi et al., 2013), allow us to propose a new hypothesis on the phylogenetic relationships of the members of this clade and on the paleobiogeographical distribution of Dortokidae. It will be corroborated by a future cladistic analysis, in preparation, which will also include representatives of other clades of Pan-Pleurodira.

Eodortoka morellana is recognized as a primitive dortokid. The other hitherto known dortokids (the taxon from the Barremian of Vallipón; the Spanish and France Upper Cretaceous *Dortoka*; the taxa from the Santonian of Hungary, Campanian of Austria, and Maastrichtian of Romania; and the Romanian Paleocene *R. botanica*) are part of a clade characterized by derived characters: absence of mesoplastra; second pair of pleurals partially

overlapping the first pair of costals. Two lineages are identified in this clade. One of them is composed by the taxon from Vallipón and *D. vasconica*. This lineage is characterized by several derived characters: presence of a well-developed ornamentation on the medial region of the costal plates; pubis scars not restricted to the xiphoplastra, but reaching the hypoplastra; femoro-anal sulcus overlapping the hypoplastra, at least in some specimens. In addition, other derived characters are recognized in *D. vasconica*, whose states are not known in the taxon from Vallipón due to the scarce known material: great development of the axillary processes, lack of the cervical scute in some specimens, development of fontanelles in various regions of the carapace (see Pérez-García et al., 2012b). The second lineage groups all taxa identified in Eastern Central Europe. These taxa also share the presence of derived characters: absence of overlap of the first pair of pleural scutes on the second pair of costals; ahead pectoral scutes, generally overlapping the entoplastron.

Other characters, based in element not preserved in *E. morellana* (e.g. those concerning the morphology and dimensions of the ilia), provide more data supporting this hypothesis (see Lapparent de Broin et al., 2004).

6. Conclusions

Material of Dortokidae coming from the lower Aptian (Lower Cretaceous) of the Spanish town of Morella (Castellón) is identified here for the first time. These plates are recognized as belonging to a new taxon, *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov. This new dortokid is the oldest nominated member of this clade. The comparison of *E. morellana* with the pre-Cenomanian specimens of Dortokidae, found in the Spanish town of Vallipón (Teruel), allows us to recognize the presence of two members of Dortokidae in the Iberian Lower Cretaceous record.

Dortokidae can be considered a relatively diverse lineage of turtles, with a known record from the Barremian to the Paleocene. While waiting for the results of a complete cladistic analysis, we can formulate these hypotheses: 1) The divergence between the lineage grouping the representatives of Dortokidae recorded in Central Eastern Europe and that composed by the taxon from Vallipón and *D. vasconica* occurred in the Barremian or, probably, before. 2) The Aptian *E. morellana* is recognized as a primitive taxon, being the sister group of all the other hitherto known dortokids. The identification of, among other characters, the presence of mesoplastra and/or the arrangement of the first pair of pleural with its posterior margin fully located on the second pair of costals, provide new relevant data to know how occurred the evolution of the as yet poorly known clade Dortokidae.

Most of the groups of continental turtles recorded in the Upper Cretaceous of Europe are not recognized as members of the Paleocene faunas of this continent (Pérez-García, 2012). Dortokidae is, along with Trionychinae, one of the two familial clades up to now recorded both in the Upper Cretaceous and in the Paleocene of this continent. Despite the relatively abundant and diverse material of continental turtles recorded in the Paleocene of Western Europe, now under study (see Pérez-García, 2013), no member of Dortokidae is identified there. However, this clade is recognized in the Romanian record, by the taxon *R. botanica* (Lapparent de Broin et al., 2004).

Acknowledgments

We thank Ronan Allain (MNHN), Carmelo Corral (MCNA) and Xabier Murelaga (UPV/UHU) for access to comparative material; Fernando Escaso (UNED), Pedro Mocho (UAM) and Iván Narváez (UNED) for their assistance in the paleontological excavations

where the new dortokid studied here was found; Víctor Beltrán (Vega del Moll) for his management of the industrial activity performed in the Mas de la Parreta quarry to preserve the heritage resources; and France de Lapparent de Broin (MNHN), an anonymous reviewer and the editor Eduardo Koutsoukos for comments and suggestions.

References

- Broin, F. de, 1980. Les Tortues de Gadoufaoua (Aptien du Niger): aperçu sur la paléobiogéographie des Pelomedusidae (Pleurodira). Mémoires de la Société géologique de France N.S. 139, 39–46.
- Broin, F. de, 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. Studia Geologica Salmanticensia, Studia Palaeoichthyologica 2, 103–142.
- Gámez, D., Piacitelli, P., Colombo, F., Salas, R., 2003. La Formación Arcillas de Morella (Aptense inferior), Cadena Ibérica oriental (España): caracterización sedimentológica. Geogaceta 34, 191–194.
- Gasulla, J.M., 2005. Los dinosaurios de Morella (Castellón, España): historia de su investigación. Revista Española de Paleontología NE 10, 29–38.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pérez-García, A., Sanz, J.L., Escaso, F., 2009. The vertebrates from the Arcillas de Morella Formation (Lower Aptian) of Morella, Spain. Abstracts of the 10th Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Teruel, Spain, pp. 169–170.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Escaso, F., Pérez-García, A., 2011a. Los yacimientos de vertebrados de la Formación Arcillas de Morella (Aptense inferior). In: Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla, J.M., Escaso, F. (Eds.), Viajando a Mundos Pretéritos. Ayuntamiento de Morella, Morella, Castellón, Spain, pp. 157–172.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pereda Suberbiola, X., Escaso, F., Sanz, J.L., 2011b. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* Owen, 1865, en el Cretácico Inferior de Morella (Castellón, España). Ameghiniana 48, 508–519.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Ortega, F., Escaso, F., Pérez-García, A., 2012. Isolated vertebrate of the ornithomimid *Mantellisaurus* from the early Aptian of Morella (Spain). In: Royo-Torres, R., Gascó, F., Alcalá, L. (Coord.), Abstract book of the 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. ¡Fundamental! 20, 93–94.
- Gheerbrant, E., Codrea, V., Hosu, A., Sen, S., Guernet, C., Lapparent de Broin, F. de, Riveline, J., 1999. Découverte en Transylvanie (Roumanie) de gisements à vertébrés dans les calcaires de Rona (Thanétien ou Sparnacien): les plus anciens mammifères cénozoïques d'Europe Orientale. Eclogae Geologicae Helveticae 92, 517–535.
- Joyce, W.G., Parham, J.F., Gauthier, J.A., 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. Journal of Paleontology 78, 989–1013.
- Klein, I.T., 1760. Klassifikation und kurze Geschichte der Vierfüßigen Thiere (translation by F.D. Behn). Jonas Schmidt, Lübeck, 381 pp.
- Lapparent de Broin, F. de, 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. Dumerilia 4, 155–216.
- Lapparent de Broin, F. de, Murelaga, X., 1996. Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 323 (Série IIa), 729–735.
- Lapparent de Broin, F. de, Murelaga, X., 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava 14, 135–211.
- Lapparent de Broin, F. de, Murelaga, X., Codrea, V., 2004. Presence of Dortokidae (Chelonii, Pleurodira) in the earliest Tertiary of the Jibou Formation, Romania: paleobiogeographical implications. Acta Palaeontologica Romaniaica 4, 203–215.
- Murelaga, X., 1998. Primeros restos de tortugas del Cretácico Inferior (Barremiense superior) de Vallipón (Castellote, Teruel). Mas de las Matas 17, 189–200.
- Ortega, F., Escaso, F., Gasulla, J.M., Dantas, P., Sanz, J.L., 2006. Dinosaurios de la Península Ibérica. Estudios Geológicos 62, 219–240.
- Pérez-García, A., 2012. *Berruchelus russelli* gen. et sp. nov., a paracryptodiran turtle from the Cenozoic of Europe. Journal of Vertebrate Paleontology 32, 545–556.
- Pérez-García, A., 2013. Tortugas europeas continentales tras la crisis finicretácica: sistemática y paleobiogeografía. Libro de resúmenes de las XXIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Córdoba, Spain, p. 105.
- Pérez-García, A., Ortega, F., 2009. Juan Vilanova y Piera (1821–1893) y la primera tortuga hallada en el Mesozoico español. Geogaceta 47, 17–20.
- Pérez-García, A., Gasulla, J.M., Ortega, F., 2013. New data on the phylogenetic position and evolution of Dortokidae, the only pan-pleurodiran clade of turtles recognized in the Early Cretaceous of Europe. Abstracts of papers of the 73th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Los Angeles, USA, p. 190.
- Pérez-García, A., Gasulla, J.M., Ortega, F., 2014. A new species of Brodiechelys (Testudines, Pan-Cryptodira) from the Early Cretaceous of Spain: Systematic and paleobiogeographical implications. Acta Palaeontologica Polonica. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2012.0059> (in press).

- Pérez-García, A., Ortega, F., Gasulla, J.M., 2011. A new large cryptodiran turtle from the Lower Cretaceous of Spain. Abstracts of papers of the 71th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Las Vegas, USA, p. 173.
- Pérez-García, A., Ortega, F., Murelaga, X., 2012a. A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe. *Geobios* 45, 219–229.
- Pérez-García, A., Scheyer, T.M., Murelaga, X., 2012b. New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace. *Cretaceous Research* 36, 151–161.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., Huerta, P., Torcida Fernández-Baldor, F., 2012c. Turtles from the Lower Cretaceous of the Cameros Basin (Iberian Range, Spain). *Cretaceous Research* 33, 146–158.
- Rabi, M., Vremir, M., Tong, H., 2013. Preliminary overview of Late Cretaceous turtle diversity in Eastern Central Europe (Austria, Hungary, and Romania). In: Brinkman, D., Holroyd, P., Gardner, J. (Eds.), *Morphology and Evolution of Turtles*. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, pp. 251–259.
- Salas, R., Colombo, F., Gámez, D., Gómez, B., Gasulla, J.M., Martín-Closas, C., Moratalla, J., Panciotti, P., Querol, X., Solé de Porta, N., 2003. Guía de la Excursión. XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Sociedad Española de Paleontología, Spain, 31 pp.
- Treviranus, G.R., 1802. *Biologie, oder Philosophie der lebenden Natur, für Naturforscher und Aerzte*, 1. Johann Friedrich Röwer, Göttingen, 477 pp.
- Vremir, M., 2010. New faunal elements from the late Cretaceous (Maastrichtian) continental deposits of Sebes area (Transylvania). *Terra Sebus. Acta Musei Sabesiensis* 2, 635–684.
- Vremir, M., Codrea, V., 2009. Late Cretaceous turtle diversity in Transylvanian and Hațeg Basins (Romania). Abstract volume of the 7th International Symposium of Paleontology, Cluj-Napoca, Romania, pp. 122–124.
- Vremir, M.M., Rabi, M., 2011. Primitive pleurodiran turtles (Dortokidae) in the Late Cretaceous–Early Paleogene of central-East Europe. In: Csiki, Z. (Ed.), Abstract volume of the 8th Romanian Symposium on Paleontology, Bucarest, pp. 133–134.
- Vullo, R., Lapparent de Broin, F. de, Néraudeau, D., Durrieu, N., 2010. Turtles from the early Cenomanian paralic deposits (Late Cretaceous) of Charentes, France. *Oryctos* 9, 37–48.

3.4. REFERENCIAS

- Averianov, A.O. 2007. Mid-Cretaceous Ornithocheirids (Pterosauria, Ornithocheiridae) from Russia and Uzbekistan. *Paleontological Journal* 41 (1): 79-86.
- Cambra-Moo, O., Ortega, F., Gasulla, J.M. y Yagüe, P. 2002. "Diga 33". Aplicación del diagnóstico diferencial a una patología vertebral en *Iguanodon* (Cretácico Inferior, Morella, Castellón). Libro de resúmenes del Congreso Internacional sobre Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España, Logroño, p. 9.
- Cannatella, D. 2008. Anura. Version 1.1 January 2008 in The Tree of Life Web Project
- Canudo, J.I., Cuenca Bescos, G. y Ruiz Omeñaca, J.I. 1999. Dientes aislados de dinosaurios: su estudio. *Memorias de las VI Jornadas Aragonesas de Paleontología*: 217-246.
- Canudo, J.I., Gasulla, J.M., Gomez-Fernandez, D., Ortega, F., Sanz, J.L. y Yagüe, P. 2008. Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España). *Ameghiniana* 45 (4): 649-662.
- Currie, P. 1987. Bird-like characteristics of the jaws and teeth of troodontid theropods (Dinosauria: Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7 (1): 72-81.
- Gàmez, D., Paciotti, P., Colombo, F. y Salas, R. 2003. La Formación Arcillas de Morella (Aptiense inferior), Cadena Ibérica Oriental: Caracterización sedimentológica. *Geogaceta*, 34: 191-194.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Escaso, F. y Sanz, J.L. 2006. Diversidad de terópodos del Cretácico Inferior (Fm. Arcillas de Morella, Aptiense) en los yacimientos del Mas de la Parreta (Morella, Castellón). XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, León, pp. 124-125.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Ortega, F. y Escaso, F. 2007. *Iguanodon bernissartensis* (Ornithopoda) del yacimiento CMP-5 (Cantera Mas de la Parreta, Morella, Castellón) de la Formación Morella (Aptiense inferior, Cretácico Inferior). IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno, Salas de los Infantes, pp. 65-67.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Escaso, F. y Yagüe, P. 2008. Elementos de la cintura pélvica de dinosaurios saurópodos Titanosauriformes del Cretácico Inferior (Aptiense inferior) de Morella (Castellón). XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Asturias, pp. 129-130.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Sanz, J.L., Escaso, F. y Pérez-García, A. 2009a. A spinosaurid cervical vertebra from the Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain. 7th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Berlin, pp. 31.
- Gasulla, J. M., Sanz, J.L., Ortega, F. y Escaso, F. 2009b. *Iguanodon bernissartensis* from the Early Aptian of Morella (Castellón, Spain). Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: New Perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems, Brussels, p. 44.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Sanz, J.L., Escaso, F. y Pérez-García, A. 2010. Un nuevo ejemplar de *Iguanodon bernissartensis* (Dinosaurio: Ornithopoda) del Aptiense inferior de Morella (Castellón, España). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza* 9: 227-230.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pereda Suberbiola, X., Escaso, F., Sanz, J.L., 2011. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* Owen, 1865, en el Cretácico Inferior de Morella (Castellón, España). *Ameghiniana* 48 (4): 508-519.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Sanz, J.L., Escaso, F., Yagüe, P. y Pérez-García, A. 2012. Els vertebrats de la Formació Argiles de Morella (Aptiense inferior, Cretaci Inferior). *Nemus*, 2: 15-27.
- Janvier, P. 1996. Early vertebrates. *Oxford monographs on geology and geophysics*, 33: 393 pp.

- Jorquera Grau, A., Santos-Cubedo, A., Santisteban Bove, C. de y Galobart Lorente, A. 2009. Plesiosaurs (Reptilia: Sauropterygia) from the Arcillas de Morella Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Castellón (Spain). *Paleolusitana* 1: 229-235.
- Jorquera Grau, A. 2010. Los plesiosaurios de la Formación Arcillas de Morella (Aptiense, Cretácico Inferior, Castellón). Diploma de Estudios Avanzados, Universidad Autónoma de Madrid, 43 pp.
- Joyce, W.G. 2007. Phylogenetic Relationships of Mesozoic Turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 48(1): 3-102.
- Knoll, F. 2000. Pterosaurs from the Lower Cretaceous (?Berriasian) of Anoual, Morocco. *Annales de Paléontologie* 86,3: 157-164.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1996. Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé supérieur européen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 323 (Série II a): 729-735.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 14 (Número Especial 1): 135-211.
- Martín-Closas, C. y Gómez, B. 2003. El género *Frenelopsis* en el Cretácico inferior ibérico. En M.V. Pardo Alonso y R. Gozalo (Eds.): Libro de resúmenes de las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Morella, 20-21.
- Nopcsa, F. 1928. Palaeontological notes on reptiles. *Geologica Hungarica, Palaeontology Series*, 1: 1-84.
- Norman, D.B. 1980. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* of Bernissart (Belgium). *Mémoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 178: 103 pp.
- Ortega, F., Murelaga, X., Gasulla, J.M., García-Oliva, M., Escaso, F. y Yagüe, P. 2006. Primeros restos de la tortuga *Helochelydra* (Solemydidae) en el Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella. XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, León, pp. 154.
- Pérez García, A. 2009. Revisión histórica y sistemática de las primeras citas de quelonios del Cretácico español. *Revista Española de Paleontología*, 24 (1): 93-104.
- Pérez García, A., Murelaga, X. y Gasulla, J.M. 2008. Una nueva tortuga (Chelonii, Eucryptodira) del Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella (Castellón). XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Asturias, pp. 173-174.
- Pérez-García, A., Gasulla, J.M. y Ortega, F. 2014a. A new turtle species of *Brodiechelys* from the Early Cretaceous of Spain: Systematic and palaeobiogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica* 59 (2): 333-342.
- Pérez-García, A., Gasulla, J.M. y Ortega, F. 2014b. *Eodortoka morellana* gen. et sp. nov., the first panpleurodiran turtle (Dortokidae) defined in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research* 48: 130-138.
- Poyato-Ariza, F.J.; Buscalioni, A.D. y Cartanyà, J. 1999. The Mesozoic record of osteichthyan fishes from Spain. In : Arratia, G y Schultze, H-P. (eds.), *Mesozoic Fishes 2 : Systematics and Fossil Record*. München, Germany: 505-533.
- Rees, J. y Underwood, C. 2008. Hybodont sharks of the English Bathonian and Callovian (Middle Jurassic). *Palaeontology*, 51 (1): 117-147.
- Royo y Gómez, J. 1927a. Comunicación sobre el viaje realizado a Francia e Inglaterra, pensionado por la Junta de Ampliación de Estudios. *Boletín Real Sociedad Española de Historia Natural*, 27, 307 – 309.
- Royo y Gómez, J. 1927b. Sur le faciès wealdien d'Espagne. *Comptes Rendues Sommaire de la Société Géologique de France*. 11: 125-128.

- Salas, R., Colombo, F., Gàmez, D., Gómez, B., Gasulla, J.M., Martín-Closas, C., Moratalla, J., Panciotti, P., Querol, X. y Solé de Porta, N. 2003. Guía de la Excursión. XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Morella, 31 pp.
- Santafé, J.V., Casanovas, M.L., Sanz, J.L. y Calzada, S. 1982a. Geología y Paleontología (Dinosaurios) de las Capas Rojas de Morella (Castellón, España). Diputación Provincial de Castellón y Diputación de Barcelona, 169 pp.
- Santafé, J.V., Casanovas, M.L., Sanz, J.L. y Calzada, S. 1982b. Morella y su fauna fósil. Diputación de Castellón, 59 pp.
- Sanz, J.L., Casanovas, M.L. y Santafé, J.V. 1982. Paleontología. In: Geología y Paleontología (Dinosaurios) de las Capas Rojas de Morella (Castellón, España) (J.V. Santafé, M.L. Casanovas, J.L. Sanz. y S. Calzada). Diputación Provincial de Castellón y Diputación de Barcelona, 69-169 pp.
- Sastre García, A. 2007. Caracterización de morfotipos dentarios de cocodrilos en el Cretácico Inferior de Morella (Castellón). IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno, Salas de los Infantes, pp. 103-105.
- Yagüe, P., Ortega, F., Noe, L.F., Gasulla, J.M. y García, M.D. 2003. Reptiles marinos (Plesiosauria) del Aptiense inferior de Morella (Castellón). Ciencias de la Tierra 26: 399-404.



CAPÍTULO 4: Los dinosaurios de la Cantera del Mas de la Parreta

Figura 4.1. Yacimiento CMP-5. Vista norte de un conjunto de restos (escápula, vértebras, pubis y costillas)

4.1. SAUROPODA

En este apartado se realizará una descripción del nuevo material de dinosaurios terópodos procedente de los yacimientos CMP-3 y CMP-MS-0 y en el que se incluyen las comparaciones necesarias con los taxones de Sauropoda. El material estudiado es el siguiente: CMP-3/648, 649, 746; CMP-MS-0/01, 02, 03, 05.

4.1.1. ANTECEDENTES EN EL ESTUDIO DE SAUROPODA EN LA FORMACIÓN ARCILLAS DE MORELLA

Los restos de saurópodos de la Formación Arcillas de Morella son bastante abundantes y proceden de diversos yacimientos como son:

- El Canteret, en el que fue hallada parte de la carcasa de un ejemplar, posiblemente subadulto.
- Mas de Eroles, donde se localizaron restos de un húmero, un pubis y una fíbula deteriorada pertenecientes a un único ejemplar).
- Cantera Mas de la Parreta donde se han recuperado numerosos materiales aislados probablemente de varios ejemplares (ver epígrafe 4.1.2 de la presente tesis).
- Sant Antoni de la Vespa, donde se localizaron carcasas parciales de, al menos, tres ejemplares.
- Ana, cerca de la localidad de Cinctorres, donde fue hallado un fémur.

El saurópodo del yacimiento de El Canteret fue inicialmente asignado a la familia Brachiosauridae (Sanz *et al.*, 1982). Posteriormente, un análisis conjunto de los materiales de los yacimientos de El Canteret y Mas de Eroles permitió determinar que todos los restos, tanto del esqueleto axial como apendicular, pertenecían a distintos estadios de desarrollo de individuos pertenecientes a un único taxón. La realización de un análisis filogenético permitió aportar argumentos cladísticos para asignar estos restos al grupo de los Titanosauriformes y, dentro de este grupo, a Brachiosauridae (Yagüe *et al.*, 2001).

Los ejemplares hallados en el yacimiento de Sant Antoni de la Vespa están en este momento en fase de preparación, aunque una aproximación preliminar permite atribuir los elementos fósiles a saurópodos Titanosauriformes.

Por otro lado, un fémur aislado localizado en el yacimiento de Ana ha sido referido al grupo de los Titanosauriformes (Santos-Cubedo *et al.*, 2009).

4.1.2 SAURÓPODOS DE LA CANTERA DEL MAS DE LA PARRETA

Sistemática paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842

SAUROPODA Marsh, 1878

Sauropoda indet.

Material

Fragmentos de arco neurales, probablemente pertenecientes a vertebras dorsales (CMP-MS-0/01, CMP-MS-0/02, CMP-MS-0/03), un chevron distal (CMP-MS-0/05) (Fig. 4.2).

Descripción

CMP-MS-0/01, 02 y 03 corresponden a material muy fragmentario compuesto por numerosas láminas de paredes muy finas que han sufrido numerosas fragmentaciones y distorsiones. Los fragmentos en estudio presentan una neumaticidad muy marcada en toda su estructura, pero no es posible describir la estructura interna del tejido óseo. Los restos analizados son interpretados como posibles fragmentos de vértebras dorsales. No obstante, su identificación es incierta, tanto en lo que corresponde a su situación anatómica dentro del elemento vertebral así como en la serie axial.

CMP-MS-0/05 se corresponde con un chevron anterior/medio prácticamente completo (ausencia de la faceta de articulación izquierda y parte de la rama ventral). Este elemento tiene forma de Y. Las ramas articulares dorsales están separadas dorsalmente, es decir no están unidas por un puente hemal. La faceta de articulación conservada es de planta elipsoidal y su superficie es rugosa y con una ligera torsión respecto a la rama articular que la sustenta. Las ramas articulares están comprimidas lateromedialmente. La superficie externa es ligeramente convexa mientras que la interna es plana. La rama o proceso ventral también está comprimida lateromedialmente y se expande anteroposteriormente. La relación de la longitud de canal hemal con la longitud del chevron es desconocida.

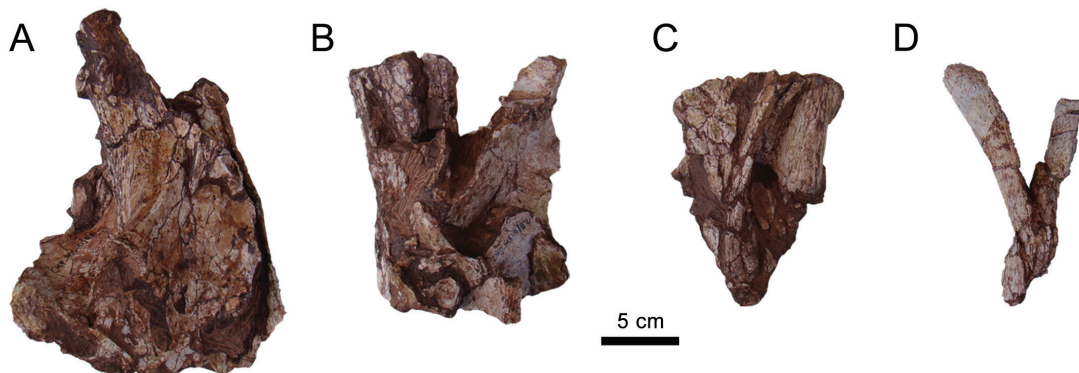


Figura 4.2. Dinosaurios saurópodos. CMP-MS-0 restos *ex situ*. A-C: Fragmentos de arcos neurales de vértebras de saurópodo?. D: Chevron de saurópodo.

Discusión

CMP-MS-0/01, 02, 03 son interpretados como elementos pertenecientes a saurópodos indeterminados. La información disponible no permite identificar la posición de los restos recogidos en una vértebra concreta, ni su posición en la serie axial y, por lo tanto, tampoco es posible determinarlas con más precisión.

La presencia de chevrones con el canal hemal abierto es una condición derivada en los saurópodos (Royo Torres, 2009) y fue considerada como una sinapomorfía de Macronaria (Upchurch *et al.*, 2004; Carballido *et al.*, 2011). Existen referencias a restos fósiles pertenecientes a este clado de saurópodos en la Formación Arcillas de Morella (Sanz *et al.*, 1982; Yagüe *et al.*, 2001). Dado que sólo se ha recuperado un chevron de este ejemplar, la confirmación de la presencia de un margen dorsal en chevrones más proximales no puede ser excluida. Además, algunos titanosauriformes parece revertir esta condición, presentando chevrones anteriores con puente dorsal, como es el caso de *Lusotitan* (Lapparent y Zbyszewski, 1957; Mannion *et al.*, 2013) o *Daxiatitan* (You *et al.*, 2008). La información presente nos permite asignar este taxón a un saurópodo indeterminado.

EUSAUROPODA Upchurch, 1995
 NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986
 MACRONARIA Wilson y Sereno, 1998
 TITANOSAURIFORMES Salgado *et al.*, 1997
 Titanosauriformes indet.

Material

CMP-3/649 fragmento de ilion derecho, CMP-3/648 fragmento de isquion izquierdo, CMP-3/746 isquion izquierdo casi completo (Fig. 4.3).

Descripción

CMP-3/649 es un elemento que se interpreta como un fragmento de la región acetabular del ilion derecho de un saurópodo (Fig. 4.3 A-C). Este fragmento preserva parte de la región acetabular, incluyendo gran parte del pedúnculo púbico (el extremo mediodistal está ausente por erosión), pedúnculo isquiático y la parte proximal de la escotadura preacetabular de la lámina ilíaca. El pedúnculo púbico está desarrollado longitudinalmente y se expande lateromedialmente. Este parece formar la mayor parte de la región acetabular ilíaca. En vista anterior tiene una forma rectangular y la superficie es convexa mientras que la superficie posterior es cóncava. En vista lateral el pedúnculo púbico es ligeramente curvo. Aunque con el extremo mediodistal erosionado, el contorno distal del pedúnculo púbico es alargado transversalmente, y presenta una superficie articular rugosa. El arco acetabular es poco profundo, cóncavo y con el borde medial más bajo que el lateral. El pedúnculo isquiático es reducido y de contorno distal subtriangular (un tercio de la longitud transversal del pedúnculo púbico).

CMP-3/648 es un elemento que se interpreta como un gran fragmento del isquion izquierdo de un saurópodo (Fig. 4.3 D-G). Presenta toda la rama isquiática y el pedúnculo púbico, pero la parte proximal se encuentra ausente (zona acetabular y pedúnculo ilíaco). El pedúnculo púbico es estrecho en sentido anteroposterior (la anchura anteroposterior es menor que la longitud de la articulación con el isquion), de contorno subrectangular en vista lateral. En vista anterior la articulación con el pubis presenta contorno sinuoso y subtriangular. El grosor de esta articulación es mayor proximalmente terminando de forma apuntada distalmente. En vista lateral, la rama isquiática presenta una morfología subrectangular, se encuentra lateromedialmente comprimida y ligeramente expandida distalmente (en sentido anteroposterior). El borde anterior es afilado mientras que el posterior es redondeado. La sección distal presenta un ángulo próximo a los 180°.

CMP-3/746 es un elemento que se interpreta como un isquion izquierdo prácticamente completo (la base del pedúnculo isquiático está ausente) (Fig. 4.3 H-K). A pesar de esto, la pieza conserva la estructura isquiática completa (pedúnculos ilíaco, púbico y el sector distal de la rama isquiática). El pedúnculo ilíaco está comprimido lateromedialmente aunque su borde proximal se expande y es ovalado, de forma notable medialmente, con la superficie redondeada y muy rugosa. Entre el pedúnculo ilíaco y el pedúnculo púbico, se desarrolla proximalmente la región acetabular. El acetábulo transita de forma continua hacia la superficie lateral del pedúnculo púbico. Desde el pedúnculo ilíaco hasta prácticamente la mitad de la región acetabular, se desarrolla una lámina lateral delgada de borde redondeado y cóncava internamente que cubre lateralmente parte de la región acetabular, característica que parece ser única en los saurópodos, y en particular para los saurópodos del Cretácico Inferior europeo. El pedúnculo

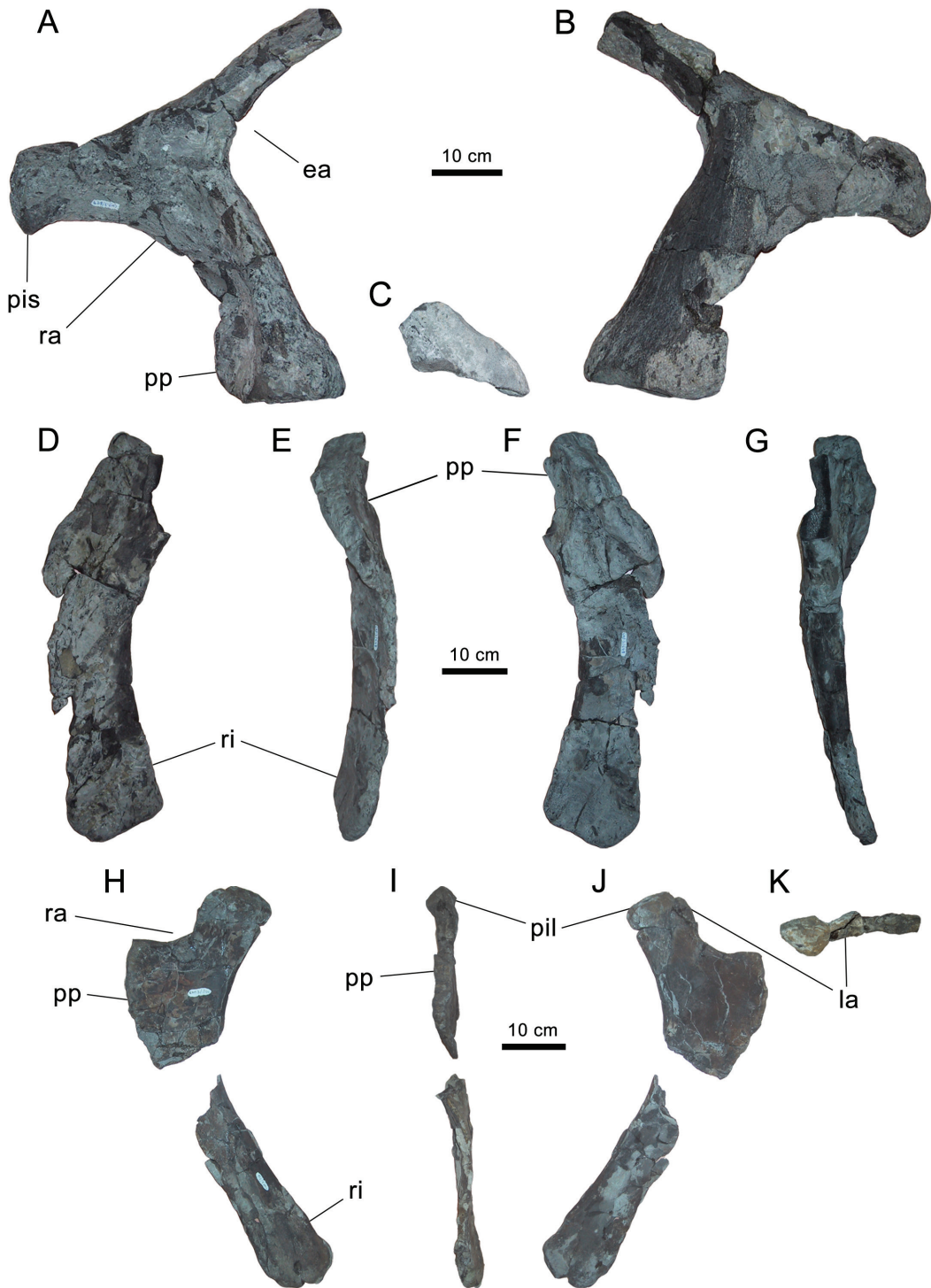


Figura 4.3. Dinosaurios saurópodos. Elementos pélvicos. A-C: CMP-3/649 región acetabular de ilion derecho, vista lateral, vista medial y vista ventral del pedicelo púbico. D-G: CMP-3/648 Fragmento de isquion izquierdo, vista lateral, vista posterior, vista medial y vista anterior. H-K: CMP-3/746 isquion izquierdo, vista lateral, vista dorsal, vista posterior y vista medial.

púbico es estrecho en sentido anteroposterior (anchura anteroposterior menor que la longitud de la articulación con el isquion) y tiene un contorno subtrapezoidal. La superficie lateral es ligeramente convexa y la superficie medial ligeramente cóncava. En vista anterior, la articulación púbica es proximalmente ancha y se estrecha distalmente. En vista lateral, la rama isquiática tiene una forma subrectangular alargada, con el borde anterior afilado y el posterior engrosado sobre todo proximalmente. Distalmente se expande ligeramente en sentido anteroposterior. La sección distal del isquion parece presentar un ángulo próximo a los 180°.

Discusión

El pedicelo púbico del ilion (CMP-3/649) presenta un desarrollo semejante al de *Camarasaurus* (Ostrom y McIntosh, 1966), *Tastavinsaurus* (Royo Torres, 2009), *Giraffatitan* (Janensch, 1961) y *Brachiosaurus* (Riggs, 1904) y, como estos, es perpendicular al eje axial, siendo un carácter derivado para Macronaria, y considerado como una sinapomorfía de Titanosauriformes (Salgado et al., 1997). Un pedicelo isquiático reducido, aunque ligeramente mayor que el de *Tastavinsaurus* está presente en otros Titanosauriformes, como en *Giraffatitan*, *Brachiosaurus* y *Phuwiangosaurus* (Riggs, 1903; Janensch, 1961; Martin et al., 1999) y en el ejemplar de Morella. El pedicelo isquiático reducido es considerado una sinapomorfía de Sauropoda (Wilson, 2002). Aunque está incompleto, en vista ventral, es posible interpretar que el pedúnculo iliaco tiene una forma transversal alargada que es característica de Titanosauriformes (D'Emic, 2012). En conclusión, la presencia de un pedúnculo púbico perpendicular al eje del sacro y un pedúnculo púbico transversalmente alargado permite considerar que el ilion comparte caracteres con los saurópodos titanosauriformes.

Los extremos distales de la rama isquiática en CMP-3/648 y CMP-3/746 parecen presentar una relación coplanar. Esta característica fue considerada como una sinapomorfía del clado *Jobaria*+Neosauropoda (Wilson, 2002), Neosauropoda (Carballido et al., 2011) o *Camarasauromorpha* (Upchurch et al., 2004). La presencia de pedúnculos púbicos cortos es una característica considerada como diagnóstica de Brachiosauridae (D'Emic, 2012) o de *Camarasauromorpha* (Carballido et al., 2011) y está presente en CMP-3/648 y CMP-3/746.

En el isquion CMP-3/648, la relación entre la longitud dorsoventral de la sínfisis púbica y la longitud anteroposterior del pedicelo púbico es de 1.66 y en CMP-3/746 esta relación podrá ser aproximadamente de 1.23 (la pieza no está completa). Salgado et al. (1997) considera que una relación menor de 0.8 corresponde a la condición plesiomórfica y una relación mayor que 1 corresponde al estado apomórfico. Una relación casi igual a este ejemplar se encuentra en Titanosauriformes como *Tangvayosaurus* (1.6 en Allain et al., 1999), *Tastavinsaurus* (1.6-1.7 en Royo Torres, 2009) o *Brachiosaurus* (1.5-1.9 en Janensch, 1961) y el *camarasauromorfo* *Aragosaurus* (1.6 en Sanz et al., 1987). La relación entre la longitud de la sínfisis púbica y la rama isquiática es de 0.67 en CMP-3/648 y de 0.57 en CMP-3/746. Con base en los valores presentados por Royo-Torres (2009), los saurópodos no neosaurópodos (exceptuando algunos casos) presentan valores por debajo de 0.3, los Macronaria están entre 0.4 y 0.45, los Titanosauriformes entre 0.5 y 1 y Titanosauria por encima de la unidad. CMP-3/648 y CMP-3/746 presenta valores coincidentes con los miembros del clado Titanosauriformes. CMP-3/648 tiene un valor cercano a *Tastavinsaurus* (0.65-0.77) pero CMP-3/746 presenta un valor más bajo para esta relación y semejante a los valores presentados por *Haplocanthosaurus* (0.58 en McIntosh y Williams, 1988) y el titanosaurio *Aeolosaurus* (0.57 en Salgado y Coria, 1993).

Las relaciones discutidas (longitud de la sínfisis púbica en relación a la longitud de la rama isquiática, y longitud dorsoventral de la sínfisis púbica en relación a la longitud anteroposterior del pedicelo púbico) permiten relacionar los dos isquiones con formas indeterminadas de saurópodos pertenecientes a Titanosauriformes.

4.2.THEROPODA

En este apartado se realizará una descripción del nuevo material de dinosaurios terópodos procedente de los yacimientos CMP-2, CMP-3, CMP-3b, CMP-3c, CMP-5b, CMP-9, CMP-MS-0 y CMP-MS-2, en el que se incluyen las comparaciones necesarias con los taxones de Theropoda. El material estudiado es el siguiente: CMP-2/175; CMP-3/182, 196, 360, 369, 370, 532, 538, 744, 758, 759, 760, 790, 791, 896, 897, 1012; CMP-3b/9, 42, 46, 211; CMP-3c/188; CMP-5b/46; CMP-9/37, 49; CMP-MS-0/22; CMP-MS-02/01, 08.

4.2.1.ANTECEDENTES EN EL ESTUDIO DETHEROPODA EN LA FORMACIÓN ARCILLAS DE MORELLA

Tradicionalmente el material de terópodos recogido en la Formación Arcillas de Morella se había asignado a un celurosaurio indeterminado de tamaño medio y a un terópodo de gran tamaño que inicialmente se consideró un megalosaurio (Sanz *et al.*, 1982). Esta interpretación está basada principalmente en la atribución a Coelurosauridae indet. de un diente y un fragmento de centro vertebral hallados en Mas Romeu y al grupo de los “megalosaurios” de un diente y una falange recogidas en el yacimiento de El Beltrán. En cuanto a la clásica asignación de algunos elementos a “megalosaurios”, las investigaciones y análisis filogenéticos más recientes sugieren que el clado Megalosauridae (*sensu* Benson, 2010) está representado únicamente en niveles jurásicos (Rauhut y López-Arbarello, 2009; Holtz *et al.*, 2004). En el Cretácico los megalosauroides están representados sobre todo por los miembros que constituyen el clado de tetanuros especializados Spinosauridae. Con base en esta interpretación parece poco probable que los restos descritos en la Formación Arcillas de Morella pertenezcan a megalosáuridos.

El abundante material recogido en la Cantera del Mas de la Parreta permite un mejor ajuste de estas consideraciones. Así, los restos de terópodos más numerosos en los diferentes yacimientos de la cantera se corresponden con dientes de distintos morfotipos asignables a los tres grandes grupos de dinosaurios carnívoros tetanuros: espinosaurios, alosauroides y celurosaurios. Además, de estos dientes también se han localizado abundantes restos postcraneales básicamente correspondientes a elementos del esqueleto axial y apendicular de estos grandes grupos (Gasulla *et al.*, 2006, 2013).

4.2.2.TERÓPODOS DE LA CANTERA DEL MAS DE LA PARRETA

Sistemática paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842
SAURISCHIA Seeley, 1887-1888
THEROPODA Marsh, 1881
Theropoda indet.

Material

CMP-3/743, tibia izquierda (Fig. 4.4 A-E).

Descripción

CMP-3/743 (Fig. 4.4 A-E) corresponde a una tibia de un terópodo de tamaño medio. La tibia presenta una diáfisis recta, de sección subovooidal muy modificada por deformación. La superficie

lateral es la más estrecha con un borde relativamente agudo que asciende oblicuamente desde el maléolo lateral hacia la diáfisis.

La extremidad distal está incompleta y solamente preserva un pequeño fragmento de los maléolos. Aun así es posible verificar que la extremidad distal de la tibia se expande lateromedialmente y está comprimida anteroposteriormente. La tibia tiene una forma recta en vista anterior y posterior pero es ligeramente arqueada en vista lateral debido a que los maléolos distales se proyectan ligeramente en dirección anterior, sobretodo el maléolo medial.

En la superficie anterior de la tibia no es visible un reborde medial para la fosa que aloja el proceso ascendente del astrágalo. De este modo, el área de inserción del astrágalo sobre la superficie anterior de la tibia es somera, presentando un área de aspecto rugoso en el que se aprecian estrías y acanaladuras verticales situándose la más profunda en posición central. La superficie posterior de la región distal de la tibia, está desigualmente dividida por la cresta posteromedial. La superficie de mayor tamaño es lateromedialmente cóncava y lisa y se extiende verticalmente.

A pesar de que distalmente la tibia está incompleta es posible inferir una sección subtriangular en vista distal.

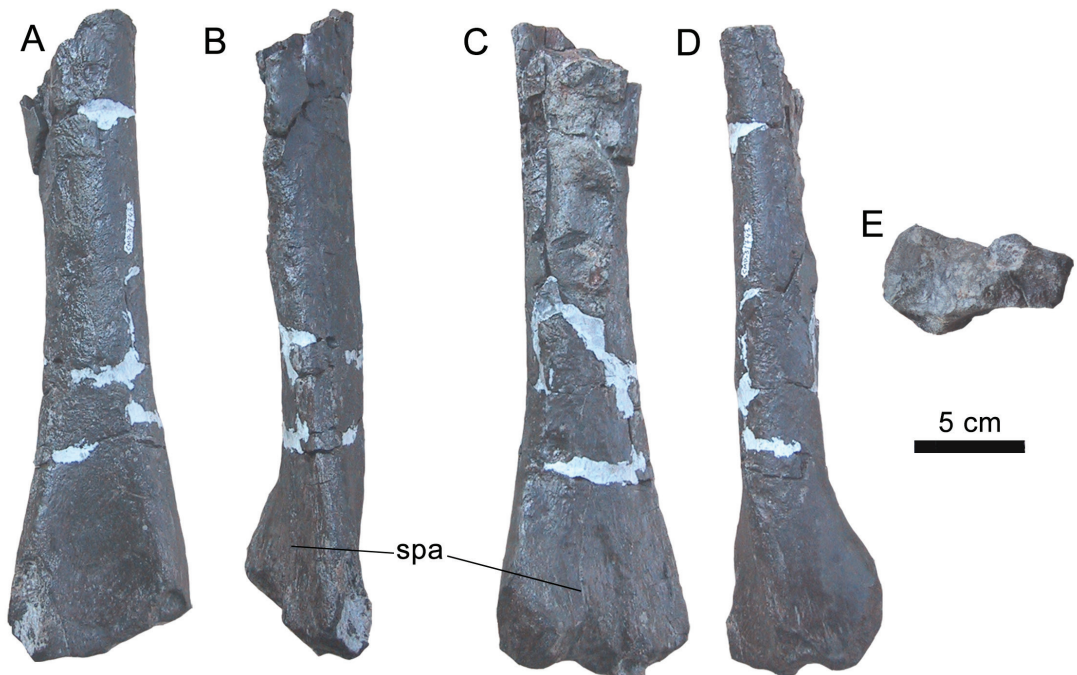


Figura 4.4. Dinosaurios terópodos. CMP-3/743, tibia de Theropoda indet. A-E: vistas anterior, lateral, posterior, medial y ventral.

Discusión

La posición sistemática de la tibia CMP-3/743 dentro del grupo de los terópodos es difícil de establecer debido a la pobre preservación del ejemplar. Este elemento presenta la morfología de la extremidad distal, expandida lateromedialmente, estrecha anteromedialmente y con una forma triangular en vista distal, característica de los terópodos tetanuros. En la superficie anterior de la extremidad distal se puede ver una cresta vertical en el medio de la longitud mediolateral

de la extremidad distal. No se puede confirmar la presencia del reborde para el proceso ascendente del astrágalo que está presente en la mayoría de los terópodos, con excepción de *Herrerasaurus*, *Coelophysis* y la mayoría de los maniraptoriformes (Galton y Molnar, 2005). Sin embargo, no es posible descartar, por el momento, que esta característica esté relacionada con la mala preservación del ejemplar. Otra característica poco común en las tibias de terópodos que presenta el ejemplar de la Cantera del Mas de la Parreta es presentar la superficie posterior de la extremidad distal ligeramente cóncava y delimitada lateral y medialmente por dos crestas que se proyectan dorsalmente a lo largo de la diáfisis tibial. En la mayoría de los terópodos la superficie posterior de la extremidad distal de la tibia es aplanada o ligeramente convexa. Sin embargo, también en este caso, no es posible confirmar si la morfología interpretada en CMP-3/743 puede estar relacionada con deformación del ejemplar.

Así, debido a la preservación del ejemplar no es posible identificar caracteres morfológicos inequívocos que permitan una aproximación filogenética más precisa por lo que se opta, por el momento, por asignarlo a un terópodo indeterminado.

TETANURAE Gauthier, 1986

MEGALOSAUROIDEA (Fitzinger, 1843)

SPINOSAURIDAE Stromer, 1915

BARYONYCHINAE Charig y Milner, 1986

Baryonychinae indet.

Material

CMP-2-175, CMP-3/182, 196, 360, 369, 370, 532, 538, 758, 759, 760, 790, 791, 896, 897, 1012, CMP-3b/9, 46, CMP-9/37, 49, CMP-3b/42 vértebra cervical (Fig. 4.5 A-E), CMP-3b/211 fémur derecho (Fig. 4.6 F-J), CMP-MS-02/01, 08 dientes (Fig. 4.5 F-G), CMP-MS-0/22 fragmento proximal de fémur derecho (Fig. 4.6 A-E), CMP-3c/188 tibia izquierda (Fig. 4.7 A-G).

Descripción

Dientes: Se describen dos dientes localizados en el yacimiento CMP-MS-02. Además de estas dos piezas dentales en varios yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta se han identificado y descrito otras piezas dentales como se detallará en el epígrafe 4.2.3.

CMP-MS-02/01 (Fig. 4.5 F) es un elemento que se interpreta como una corona dental que preserva parte de la raíz. Se trata de una corona cónica y curvada distalmente. La carena distal se desarrolla desde el ápice hasta la base de la corona mientras que la carena mesial ocupa solamente dos tercios de la corona. En ambas superficies las carenas son rectilíneas. Por su parte, los denticulos son muy pequeños, rectos, estrechos y subparalelos, llegando hasta el ápice. En la carena mesial se localizan 7 denticulos por milímetro, mientras que son 6/7 denticulos por milímetro los presentes en la carena distal. En ambas superficies lingual y labial de la corona están presentes 8 crestas longitudinales que se desarrollan desde la base hasta el ápice de la corona. El esmalte presenta un aspecto rugoso relacionado con la presencia de una marcada ornamentación formada por finas y pequeñas estrías que se distribuyen de manera paralela a las crestas longitudinales. Las estrías contactan con las carenas formando unos pliegues en forma de abanico que se proyectan hasta la base de los denticulos. Estos micropliegues están presentes en ambas carenas a excepción de un lado de la carena distal.

CMP-MS-02/08 (Fig. 4.5 G) es un elemento que se interpreta como un fragmento basal de corona dental que preserva parte de la raíz. La corona está comprimida labiolingualmente. La

carena distal se extiende hasta la base de la corona mientras que la carena mesial termina alrededor de unos 10 milímetros por encima de la base. La carena distal está ligeramente desplazada del eje mesiodistal. Sus denticulos son muy pequeños, rectos, estrechos y subparalelos, distribuyéndose entre 6/7 denticulos por milímetro. Al igual que en la pieza dental anterior, el esmalte presenta un aspecto rugoso debido a que presenta ornamentación formada por finas y pequeñas estrías paralelas a las crestas longitudinales. En este ejemplar están presentes 8 crestas en la superficie labial y 10 en la lingual. Las estrías cuando contactan con ambas carenas forman unos pequeños pliegues en forma de abanico semejantes a los descritos en el ejemplar anterior. Pero al contrario del diente anterior en CMP-MS-02/08 estos micropliegues son visibles solamente en un lado de la carena distal.

Los dientes CMP-MS-02/01 y CMP-MS-02/08 se pueden asignar al grupo de espinosáuridos Baryonychinae con base en la forma cónica de las coronas, la presencia de numerosas crestas longitudinales en las superficies labial y lingual, la morfología de las carenas con un gran número de pequeños denticulos y la ornamentación del esmalte formada por finas estrías que se disponen paralelamente a las crestas longitudinales. Estos elementos presentan características muy semejantes a otros dientes descritos anteriormente en el Mas de la Parreta e identificados como barionícinos (Canudo *et al.*, 2008).

Elementos postcraneales: Junto con los dientes también se han localizado en la cantera elementos postcraneales asignables al clado Baryonychinae. A continuación se describen y analizan varios elementos: una vértebra cervical, un fémur derecho casi completo, un fragmento proximal de otro fémur derecho y una tibia izquierda casi completa. Este conjunto de restos presenta una combinación de caracteres exclusivos de los espinosáuridos Baryonichynae. Esta combinación indican una estrecha relación filogenética de los ejemplares de la Cantera del Mas de la Parreta con la especie *Baryonyx walkeri*, aunque algunas diferencias morfológicas puedan sugerir que se trata de taxones distintos.

CMP-3b/42 (Fig. 4.5 A-E) es un elemento que se interpreta como una vértebra cervical. Este elemento vertebral presenta alguna distorsión debida a una compresión lateral, especialmente en la parte medial del centro vertebral y en la superficie articular posterior. El centro vertebral es opistocélico, con la superficie articular anterior fuertemente convexa y la posterior muy cóncava. La superficie articular anterior tiene un contorno circular, ligeramente más alto que ancho y se sitúa en una posición más dorsal respecto a la superficie articular posterior. Esta característica se relaciona con una fuerte proyección ventral de la superficie articular posterior, formando entre ambas superficies articulares una profunda concavidad en la parte ventral del centro vertebral. Esta morfología puede deberse, en parte, a compresión lateral de la vértebra. Las parapófisis se proyectan ventralmente, son robustas y se sitúan en la superficie lateral del centro vertebral, en una posición inmediatamente posterior a la superficie articular anterior. Un par de profundos pleurocelos se localizan junto a las parapófisis. La superficie ventral del centro vertebral presenta una quilla longitudinal baja. El arco vertebral está completo, a excepción de la diapófisis izquierda. La diapófisis derecha se sitúa en la parte anterior del centro vertebral y se proyecta lateralmente y ligeramente posterior. Una lámina conecta el margen posterior de la diapófisis con el margen lateral de la postzigapófisis, correspondiendo a la lámina postzigadiapofisial (podl *sensu* Wilson, 1999). Otra lámina, la lámina prezigadiapofisial (prdl *sensu* Wilson, 1999) se extiende a lo largo del margen anterior de la diapófisis y conecta con el extremo anterior de las prezigapófisis. Las prezigapófisis son robustas, relativamente alargadas y se extienden más allá de la superficie articular anterior del centro vertebral. Las superficies articulares de las prezigapófisis son grandes y orientadas dorsomedialmente. Las epipófisis son alargadas y muy desarrolladas extendiéndose más allá del extremo posterior de las postzigapófisis. Las epipófisis son procesos rectos y afilados que se proyectan posterodorsalmente. Medialmente, las epipófisis tienen un par de fosas anchas situadas posteriormente, cerca de la base de la espina neural. Las postzigapófisis se proyectan

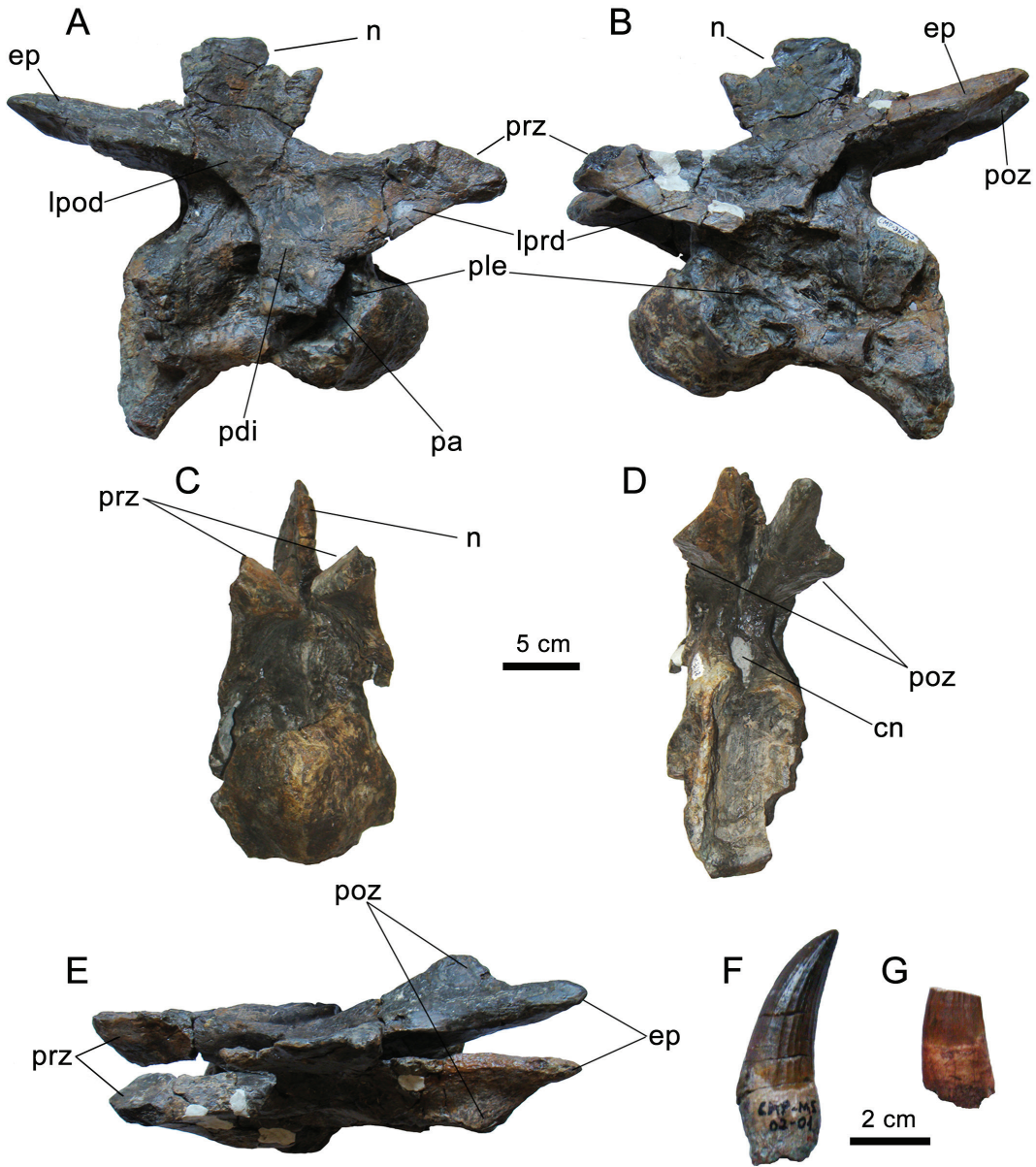


Figura 4.5. Dinosaurios terópodos. CMP-3b/42, vértebra cervical. A: vista lateral derecha. B: vista lateral izquierda. C: vista anterior. D: vista posterior. E: vista dorsal. F: CMP-MS-02/01, corona dental de espinosaurio en vista labial. G: CMP-MS-02/08, fragmento de corona dental de espinosaurio en vista labial.

lateroventralmente y su longitud es, aproximadamente, la mitad de la longitud de las epipófisis. La espina neural se proyecta en la parte posterior del centro vertebral y tiene un perfil rectangular en vista lateral. Es relativamente corta, baja y transversalmente delgada. Un par de crestas están presentes en la base del margen anterior de la espina neural y se proyectan hacia el margen dorsal de las prezigapófisis. Por otra parte, el margen posterior de la espina neural también se bifurca en dos crestas proyectadas hacia la superficie dorsal de las epipófisis.

CMP-MS-0/22 (Fig. 4.6 A-E) y CMP-3b/21 I (Fig. 4.6 F-J) son elementos que se interpretan como un fémur derecho prácticamente completo (CMP-3b/21 I) y la región proximal de un fémur derecho (CMP-MS-0/22). En ambos fémures el extremo proximal presenta una morfología muy semejante y tienen casi el mismo tamaño, por lo que es razonable asignarlos al mismo taxón. Ambos elementos presentan un ligero aplastamiento anteroposterior. La cabeza femoral tiene un contorno suboval y se sitúa en el extremo distal del cuello femoral, que es robusto y forma una escotadura ventral profunda y ancha entre la cabeza y la diáfisis femoral. Posteriormente, la superficie de la cabeza femoral y el cuello están separados del trocánter mayor por un ancho canal vertical que presenta forma de U. El trocánter mayor es alargado, está inclinado lateromedialmente y va estrechándose hacia la superficie lateral. Del mismo modo, la región posterior de la superficie proximal del fémur cercana a la lateral está inclinada hacia la diáfisis. Toda la superficie proximal de ambos fémures es rugosa y en la parte medial presentan un profundo y ancho surco longitudinal oblicuo que, desde la cabeza femoral, abarca prácticamente la mitad de la superficie proximal. La superficie lateral es estrecha y convexa longitudinalmente. La superficie anterior es ligeramente convexa y presenta una protuberancia situada en la diáfisis, cerca del borde lateral, que es la base del trocánter menor. El trocánter menor es un proceso ancho con un contorno subcircular y que está separado de la diáfisis por una concavidad profunda y ancha. Junto a la base del trocánter menor la diáfisis femoral presenta un pequeño abultamiento que, por su morfología y posición es compatible con la cresta trocánterica poco desarrollada presente en otros megalosauroides (Benson, 2010). La diáfisis del fémur tiene un aspecto ligeramente curvado en vista lateromedial debido a que los cóndilos distales se proyectan para la parte posterior mientras que en vista anteroposterior es recta. La sección transversal de la diáfisis femoral tiene una forma elíptica. Proximalmente, en el borde posteromedial se localiza el cuarto trocánter, que es una cresta longitudinal ligeramente curvada. La superficie posterior de la cresta se desarrolla de forma suave mientras que la superficie medial es más abrupta y en su base se desarrolla un somero canal longitudinal. El extremo distal del fémur está formado por los cóndilos tibial y fibular. Ambos cóndilos presentan un tamaño semejante aunque el cóndilo lateral está ligeramente desplazado ventralmente con respecto al cóndilo medial. En vista distal, ambos cóndilos presentan un aspecto subesférico y se proyectan ligeramente en dirección a la parte posterior de manera oblicua respecto a la diáfisis femoral. La cresta tibiofibular es ancha, se proyecta en la superficie posterior del cóndilo lateral con una orientación oblicua respecto al eje mayor de la diáfisis y presenta una forma triangular en vista distal. Una concavidad amplia y profunda separa la cresta tibiofibular de la superficie lateral del cóndilo lateral. La cresta mediodistal en la superficie mediodistal del fémur está poco desarrollada. La ranura flexora es amplia y profunda mientras que la ranura extensora es estrecha pero relativamente profunda y con una forma de V.

CMP-3c/188 (Fig. 4.7 A-G) es un elemento que se interpreta como una tibia izquierda que carece de la mayor parte de la zona proximal. La diáfisis es recta, aunque, tanto en vista anterior como posterior, puede apreciarse una ligera torsión medial en el tramo distal. La diáfisis tiene una sección subovoidal con el eje mayor orientado anteroposteriormente. La superficie lateral de la diáfisis es casi plana mientras que las superficies anterior y posterior son ligeramente cóncavas. Proximalmente, la tibia preserva un fragmento de la base de la cresta cnemial que se proyecta desde la superficie anterior de la diáfisis. La superficie posterior se expande para dar lugar a la base de los cóndilos, de los que solo se ha preservado una parte del cóndilo medial. La cresta fibular es baja, escasamente desarrollada y se localiza en la superficie lateral en posición central a la base de la cresta cnemial. En la superficie posterior, adyacente a la cresta fibular, está presente una depresión longitudinal (de unos 45 milímetros de longitud) en la que, distalmente, se reconoce un foramen tibial. La diáfisis presenta una superficie lateral afilada, que forma una cresta longitudinal que se extiende desde la cresta fibular hasta el maléolo lateral de la tibia. Por el contrario, la superficie medial de la tibia es redondeada. El extremo distal de la tibia está fuertemente expandido lateromedialmente y es estrecho anteroposteriormente. El maléolo lateral

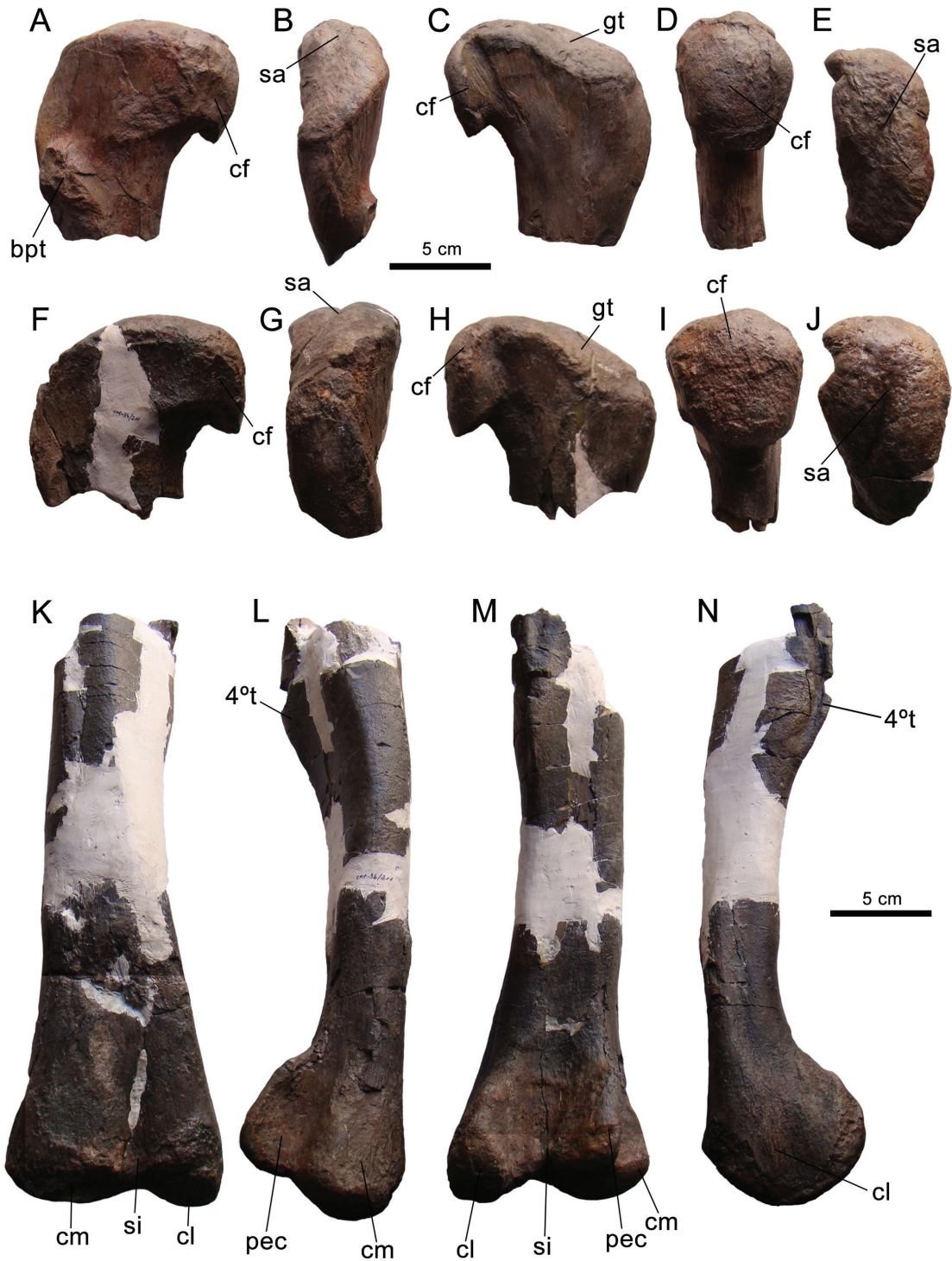


Figura 4.6. Dinosaurios terópodos. CMP-MS-0/22 fragmento proximal de fémur derecho. A-E: vistas anterior, lateral, posterior, medial y dorsal. CMP-3b/21 I fémur derecho. F y K: vista anterior. G y L vista lateral. H y M: vista posterior. I y J: vista medial.

La vértebra puede ser asignada al clado Megalosauroidea debido a la ausencia de láminas prezigaepifiseales. Estas láminas, que separan el arco vertebral en las superficies dorsal y lateral, están presentes en casi todos los otros terópodos (Novas *et al.*, 2013). Dentro de los megalosauroides, CMP-3b/42 puede relacionarse con el clado Spinosauridae por presentar un centro vertebral alargado, con una relación longitud-altura mayor de tres veces (Barrett *et al.*, 2011; Carrano *et al.*, 2012). Dentro de este clado, CMP-3b/42 comparte con la forma europea *Baryonyx walkeri* las siguientes características (Charig y Milner, 1997; Carrano *et al.*, 2012):

- Diapófisis en la sección anterior del arco vertebral, inmediatamente encima de las parapófisis.
- Prezigapófisis y postzigapófisis alargadas.
- Espina neural baja, transversalmente delgada y ligeramente proyectada hacia atrás.
- Espina neural con márgenes ventrales anterior y posterior bifurcadas (similar a la octava vértebra cervical de este taxón).
- Epipófisis muy desarrolladas.

Sin embargo, CMP-3b/42 puede distinguirse de las vértebras de la serie cervical de *B. walkeri* (NHMUK R9951) en dos características. La primera de ellas tiene que ver con la superficie ventral del centro vertebral, la cual está fuertemente arqueada, parecida a las vértebras cervicales de *Allosaurus* y *Neovenator* (aunque, como se ha comentado anteriormente, podría estar motivada por la compresión lateral). La segunda de las características distintivas en relación a NHMUK R9951, está relacionada con la presencia en CMP-3b/42 de epipófisis más alargadas que se extienden más allá de la superficie articular posterior, mientras que en *B. walkeri* se encuentran al nivel de la superficie articular (Charig y Milner, 1997, fig. 20).

Basándonos en CMP-3b/211, los fémures son asignables al clado Megalosauroidea. Esta asignación se fundamenta en:

- La forma redondeada del epicóndilo medial (= cresta medial distal) que contrasta con la morfología de arista de otros terópodos (Carrano *et al.* 2012).
- La orientación posterolateral del cóndilo medial, en vista distal, que es considerada una sinapomorfía del clado (Charig y Milner, 1997; Benson, 2010).

También un surco extensor estrecho y profundo es un carácter compartido con algunos tetanuros basales, mientras que los alosauroides derivados presentan un surco extensor ancho y poco profundo y en terópodos primitivos como *Ceratosaurus* o *Dilophosaurus* está totalmente ausente (Novas *et al.*, 2013).

Una mayor proyección distal del cóndilo lateral del fémur respecto al cóndilo medial se considera una autapomorfía de *Baryonyx* (Carrano *et al.*, 2012). Sin embargo, CMP-3b/211 tiene los cóndilos ventralmente casi al mismo nivel, incluso el cóndilo medial se proyecta un poco más que el lateral.

La presencia de un surco profundo en la superficie proximal de ambos fémures es un carácter poco común que no está descrito en ningún otro terópodo. Varios terópodos primitivos y tetanuros basales, incluyendo *Ceratosaurus* y *Baryonyx*, presentan un surco en la superficie proximal de la cabeza femoral ancho y poco profundo ('articular groove' *sensu* Carrano *et al.*, 2012), que se orienta oblicuamente respecto al eje mayor de la cabeza femoral. Sin embargo, en los ejemplares de la Cantera, el surco es más estrecho, profundo y restringido.

Los fémures descritos difieren de *B. walkeri* en que están menos comprimidos anteroposteriormente que el ejemplar NHMUK R9951. A pesar de que el fémur de *B. walkeri* está muy deformado, la morfología estrecha anteroposteriormente y alargada mediolateralmente

del extremo proximal parece estar relacionada con la morfología original del hueso. Además, NHMUK R9951 presenta una cresta bien desarrollada que se proyecta anteriormente desde la superficie lateral y que se extiende en el extremo proximal del fémur, formando una amplia concavidad en la diáfisis femoral. Esta cresta no está presente en los fémures descritos en esta tesis, que presentan, proximalmente, una superficie lateral más bien redondeada.

En la tibia (CMP-3c/188), la diáfisis prácticamente recta con una ligera curvatura mediodistal es convergente con la que está presente en varios terópodos de gran tamaño (e.g. *Ceratosaurus*, *Albertosaurus*, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Xenotarsosaurus*, *Torvosaurus*, *Dryptosaurus*) y ha sido interpretada como una adaptación asociada a soportar grandes pesos (Carpenter *et al.*, 1997). Desafortunadamente casi todo el extremo proximal de la tibia está ausente pero, aun así, presenta algunas características que permiten una aproximación taxonómica. El extremo distal está muy expandido lateromedialmente, con una longitud de más de tres veces la longitud anteroposterior. Esta condición es común en muchos tetanuros basales pero no en *Megalosaurus* o *Poekilopleuron*, en los que la expansión lateromedial es solo alrededor de dos veces la longitud anteroposterior (Allain y Chure, 2002; Galton y Molnar, 2005; Benson, 2010).

En CMP-3C/188, la cresta fibular se encuentra en la parte proximal de la diáfisis y se desarrolla como una cresta baja como en algunos tetanuros basales como *Megalosaurus* o *Piatnitzkysaurus* (Benson, 2010). En los terópodos no tetanuros (e.g. *Ceratosaurus*) esta cresta es prominente y en algunos otros tetanuros (e.g. *Allosaurus*, *Suchomimus* o *Torvosaurus*) termina muy por debajo del extremo proximal (Madsen, 1976; Britt, 1991; Sereno *et al.*, 1998; Madsen y Welles, 2000; Benson, 2010).

La faceta para el proceso ascendente del astrágalo en el extremo distal del ejemplar CMP-3C/188 es ancha y delimitada por el reborde suprastragalar, proyectado oblicuamente. Esta morfología es similar a la de algunos ceratosaurios y tetanuros basales, mientras que en muchos coelurosaurios este reborde está ausente o poco desarrollado (Galton y Molnar, 2005).

En CMP-3c/188 la faceta para el proceso ascendente del astrágalo es ancha ocupando casi totalmente la longitud lateromedial de la parte distal. En muchos tetanuros (e.g. *Streptospondylus*, *Torvosaurus*, *Megalosaurus*, *Chilantaisaurus*, *Allosaurus* y carcarodontosáuridos) esta superficie está menos desarrollada dorsoventralmente y restringida a alrededor de tres cuartos del área medial (Britt, 1991; Allain, 2001; Benson, 2010; Galton y Molnar, 2005). Una faceta ancha y profunda está presente en algunos espinosaurios como *Suchomimus* (Sereno *et al.*, 1998). Desafortunadamente, únicamente se conoce un fragmento del extremo distal, no muy bien conservado, de la tibia de *Baryonyx* por lo que no se puede comparar con otros especímenes.

La combinación de caracteres presente en CMP-3c/188 permite interpretarla como perteneciente a un tetanuro basal. El ejemplar carece de muchas características diagnósticas de Neotetanurae y su morfología es más compatible con Megalosauroidea. Dentro de Megalosauroidea, la tibia hallada en la Cantera del Mas de la Parreta puede diferenciarse de la de taxones como *Megalosaurus*, *Poekilopleuron* y *Torvosaurus* en la morfología de la faceta para el proceso ascendente del astrágalo. También la tibia de *Torvosaurus* es más robusta, con una relación entre el diámetro mínimo y la longitud de la diáfisis de entre 45 y 47 (Britt, 1991) mientras que CMP-3c/188 esta relación es de 34. Basado en la distribución de los caracteres descritos previamente, CMP-3c/188 puede ser interpretado como una tibia perteneciente a un megalosauroideo no megalosáurido. Adicionalmente, dada la presencia de elementos identificados como barionícinos en la Formación Arcillas de Morella (Canudo *et al.*, 2008; este trabajo), es razonable asignar la tibia a Baryonychinae.

La combinación de todos los caracteres descritos y analizados de estos materiales postcraneales permite asignarlos a una forma de Baryonychinae en estrecha relación con la especie *B. walkeri* del Barremiense de Surrey en Inglaterra. Es cierto que el material es escaso y, a veces, pobremente preservado, lo cual dificulta la interpretación de la posible variabilidad intraespecífica de este

taxón. No obstante, es razonable considerar a los ejemplares de la Cantera del Mas de la Parreta como pertenecientes a un taxón diferente de *B. walkeri*, por las diferencias de algunos caracteres, especialmente evidentes en los fémures.

ALLOSAUROIDEA Currie & Zhao, 1994

Allosauroides indet.

Material

CMP-3/744 tibia derecha (Fig. 4.8 A-F).

Descripción

CMP-3/744 (Fig. 4.8 A-F) es un elemento interpretado como los dos tercios distales de una tibia derecha. Esta tibia presenta una diáfisis recta, de sección subovoidal, siendo la superficie lateral la más estrecha y la superficie anterior plana.

La extremidad proximal no se preserva pero en la parte lateral de la diáfisis es visible un fragmento de la partedistal de la cresta fibular. Esta cresta se dispone verticalmente, curvándose hacia la superficie anterior en su parte distal. La sección transversal de la cresta fibular es triangular, con la arista medial aguda y en vista anterior, su contorno longitudinal es subtriangular. La superficie anterior de la cresta fibular es lisa y ligeramente cóncava mientras que el lado posterior está dividido por una suave cresta vertical redondeada.

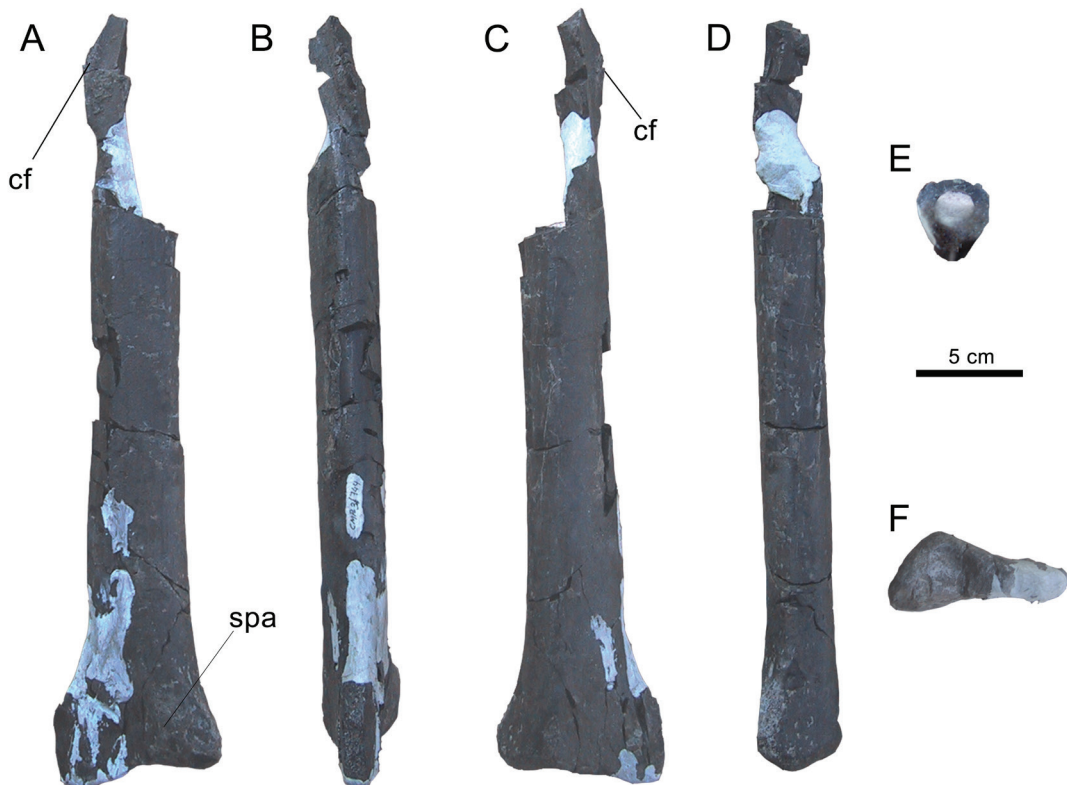


Figura 4.8. Dinosaurios terópodos. CMP-3/744, tibia de allosauroides. A-F: vistas anterior, lateral, posterior, medial, sección diáfisis y ventral.

Distalmente la tibia se expande lateromedialmente y está comprimida anteroposteriormente. El maléolo lateral está más comprimido anteroposteriormente que el medial y está más desarrollado lateral y distalmente, constituyendo la parte más distal de la tibia. En vista anterior, el contorno distal de la tibia forma un ángulo de aproximadamente 15° respecto a la diáfisis de la tibia. El maléolo lateral está bastante deteriorado anteriormente aunque su superficie es ligeramente cóncava medialmente y plana lateralmente. Los contornos tanto lateral como distal están ligeramente arrasados.

El maléolo medial presenta un borde anteromedial de contorno truncado (*sensu* Galton y Molnar, 2005). Tiene una cresta que se origina distalmente en el contorno del maléolo medial y se dirige proximalmente hacia el centro de la superficie anterior. Paralelo a esta cresta discurre el reborde que delimita medialmente la fosa en la que se aloja el proceso ascendente del astrágalo. Entre la cresta y el reborde existe una superficie anterior plana y ancha. El reborde medial no se extiende proximalmente, y acaba en la parte central de la superficie anterior, por lo que se puede inferir que el proceso ascendente del astrágalo sería moderadamente bajo y estrecho, no ocupando toda la superficie anterior de la tibia. En vista medial el maléolo presenta una superficie plana, tan ancha como la diáfisis, que se orienta ligeramente en sentido posteromedial. Esta superficie está delimitada posteriormente por la cresta posteromedial. Dicha cresta divide desigualmente la cara posterior, siendo la superficie posterolateral más ancha y plana.

En vista distal la superficie presenta un contorno subtriangular obtuso y una pequeña concavidad cercana al borde posterior.

Discusión

La tibia descrita anteriormente corresponde a un terópodo de tamaño medio y relativamente grácil. La relación entre el diámetro mínimo y la longitud de la diáfisis es de 26, significativamente menor que la del ejemplar descrito anteriormente. Esta tibia comparte con los terópodos tetanuros la morfología de la extremidad distal fuertemente expandida mediolateralmente y estrecha anteroposteriormente la cual presenta una superficie en la parte anterior del maléolo lateral que se sobrepondría al calcáneo. Esta es una característica derivada presente en la mayoría de los terópodos excepto *Herrerasaurus*, *Dilophosaurus*, *Majungasaurus* y *Cryolophosaurus* (Carrano *et al.*, 2012; Galton y Molnar, 2005). La morfología del proceso ascendente del astrágalo relativamente bajo y del epicóndilo medial generalmente descrito como truncado o afilado medialmente son caracteres compartidos con los tetanuros (Holtz, 1998). También el contorno distal de la tibia con una forma triangular expandida mediolateralmente cerca de 2.24 veces más que la anchura anteroposterior y con el lado mayor situado anteriormente es un carácter que comparte con *Allosaurus* y otros tetanuros (Galton y Molnar, 2005). Dentro de los alosauroides CMP-3/744 comparte con algunas formas derivadas de este clado, incluyendo *Acrocanthosaurus*, *Giganotosaurus*, *Mapusaurus* y *Neovenator*, el reborde para el astrágalo en forma de una cresta oblicua baja y poco desarrollada (Carrano *et al.*, 2012). Aunque la extremidad ventral del maléolo medial de la tibia de la Cantera del Mas de la Parreta está incompleta es posible verificar que este maléolo se proyecta ventralmente respecto al maléolo lateral. En la mayoría de los terópodos los maléolos de la extremidad distal de la tibia están al mismo nivel ventralmente. La condición observada en CMP-3/744 es compartida con la mayoría de los carcarodontosaurios incluyendo *Acrocanthosaurus*, *Mapusaurus*, *Neovenator* y *Aerosteon*, pero también con algunos tetanuros basales, como por ejemplo *Megalosaurus* y *Torvosaurus* (Brusatte y Sereno, 2008; Novas *et al.*, 2013). El ejemplar de la cantera del Mas de la Parreta presenta una pequeña concavidad en la superficie distal sensiblemente en el medio de la longitud lateromedial y junto al margen posterior que está presente también en algunos carcarodontosaurios, como por ejemplo *Neovenator* (Brusatte *et al.*, 2008).

La combinación de caracteres que se pueden comprobar en CMP-3/744 resulta congruente con el clado Allosauroidea. Dentro de este grupo de tetanuros CMP-3/744 comparte algunos caracteres con algunas formas más derivadas que forman parte de los carcarodontosaurios. La presencia de estos alosauroides en el Cretácico Inferior de España está en la actualidad relativamente bien documentada. Este registro incluye el género *Concavenator* (Ortega *et al.*, 2010) del Barremiense superior de Las Hoyas en Cuenca y un fragmento de la parte distal de un fémur del Barremiense de Teruel, provisionalmente asignado al clado Carcharodontosauria (Gasca *et al.*, 2014). Por el momento no es posible comparar el ejemplar de la Cantera de Mas de la Parreta con otros materiales del registro español debido a que el único ejemplar conocido con el que se podría comparar, el holotipo de *Concavenator*, está articulado y no se puede ver las superficies anterior y distal de la tibia. Así, atendiendo a la pobre preservación del ejemplar y a la ausencia de una combinación de caracteres inequívoca que permita una asignación taxonómica con mayor precisión optamos, por el momento, por identificar CMP-3/744 como un alosauroideo indeterminado.

4.2.3. PRIMERA EVIDENCIA DE DIENTES AISLADOS ATRIBUIDOS A SPINOSAURIDAE (THEROPODA) EN EL APTIANO INFERIOR (CRETÁCICO INFERIOR) DE EUROPA: FORMACIÓN ARCILLAS DE MORELLA (ESPAÑA)

En este apartado se presenta un trabajo de investigación en el que se describen un total de 20 piezas dentales procedentes de varios yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta pertenecientes a diferentes individuos. Estos dientes presentan una combinación de caracteres, como por ejemplo la presencia de crestas longitudinales en las superficies lingual y labial de las coronas, el esmalte con una ornamentación típica formada por finas estrías verticales y las carenas con numerosos denticulos de pequeño tamaño que los permiten relacionar con los terópodos espinosaurios barionícinos.

En el análisis preliminar de estos elementos se ha identificado algunas diferencias con respecto a la morfología dental descrita en *Baryonyx* incluyendo la presencia de crestas longitudinales en ambas superficies lingual y labial mientras que en el holotipo del género británico estas crestas solo ocurren en la superficie lingual y la ornamentación del esmalte con un conjunto de micropliegues junto a las carenas en los dientes del Mas de la Parreta (Canudo *et al.*, 2008). Sin embargo, otros estudios sobre una colección de dientes asignados a barionícinos del British Museum of Natural History (Fowler, 2007) han identificado una mayor variabilidad en la morfología dental de estos terópodos de lo que se conocía previamente y que podría ser compatible con la descrita para los dientes de la Cantera de Mas de la Parreta.

Referencia: Canudo, J. I., Gasulla, J. M., Gómez-Fernández, D., Ortega, F., Sanz, J. L. y Yagüe, P. 2008. Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España). *Ameghiniana*, 45 (4), 649-662.

Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España)



José I. CANUDO¹, José M. GASULLA², D. GÓMEZ-FERNÁNDEZ¹, Francisco ORTEGA³, José L. SANZ² y Pilar YAGÜE^{2,3}

Abstract. FIRST EVIDENCE OF ISOLATED TEETH REFERRED TO SPINOSAURIDAE (THEROPODA) FROM THE LOWER APTIAN (LOWER CRETACEOUS FROM EUROPE: ARCILLAS DE MORELLA FORMATION (SPAIN)). In this work we study twenty teeth of spinosaurid theropod dinosaurs from the Early Aptian (Early Cretaceous) of Morella (Castellón, Spain). The teeth exhibit a mosaic of derived theropod characters such as ornamentation in longitudinal crests together with very small, uniformly sized denticles, which resemble baryonychine spinosaurids such as *Baryonyx*. However, they also display other derived characters not found in European Lower Cretaceous spinosaurids. Furthermore, the teeth share certain characters with Gondwanan taxa such as *Suchomimus* and *Irritator*.

Resumen. Se estudian 20 dientes de dinosaurios terópodos espinosáuridos del Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Morella (Castellón, España). Los dientes exhiben un mosaico de caracteres derivados para terópodos como son una ornamentación en crestas longitudinales junto con denticulos muy pequeños y de tamaño uniforme que los relaciona con los espinosáuridos barinonínicos como *Baryonyx*. Sin embargo presentan otros caracteres derivados ausentes en los espinosáuridos del Cretácico Inferior de Europa. Además los dientes comparten algunos caracteres con taxones gondwánicos como *Suchomimus* e *Irritator*.

Key words. Theropoda. Spinosauridae. Lower Aptian. Morella. Iberian Peninsula.

Palabras clave. Theropoda. Spinosauridae. Aptiano inferior. Morella. Península Ibérica.

Introducción

Los espinosáuridos son un grupo de terópodos tetanuros basales que se caracterizan por tener un cráneo alargado y dientes subcónicos, con crestas longitudinales más o menos desarrolladas y denticulos diminutos que permiten diferenciarlos del resto de los terópodos (Buffetaut, 1992; Charig y Milner, 1997; Sereno *et al.*, 1998). Los caracteres derivados que presentan los dientes de los espinosáuridos permiten cierto grado de confianza para identificarlos como tales, aunque no se conozcan otros restos craneales o postcraneales asociados.

Los espinosáuridos están presentes en el Cretácico Inferior y en la base del Cretácico Superior

de África y Sudamérica (Sereno *et al.*, 1998; Kellner y Mader, 1997), siendo recientemente citados en Asia (Buffetaut y Suteethorn, 1999; Hasegawa *et al.*, 2003), aunque hay algunas dudas sobre este material, recientemente se insiste sobre la presencia de espinosáuridos en Asia (Milner *et al.*, 2007). En Europa son un componente habitual en sedimentos del Hauteriviano y Barremiano (Martill y Hutt, 1996; Charig y Milner, 1997; Torcida *et al.*, 2003; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2005), sin embargo no habían sido citados en sedimentos más modernos. El objetivo de este trabajo es la descripción por primera vez de dientes aislados atribuidos a espinosáuridos del Aptiano de Europa (Península Ibérica) y compararlos con los taxones conocidos en Gondwana y Laurasia.

Contexto geológico y geográfico

Los restos estudiados en este trabajo provienen de varios yacimientos encontrados en la cantera "Mas de la Parreta" (CMP), situada en el término municipal de Morella (Castellón, España), al noroeste de la Península Ibérica (figura 1). En esta cantera

¹Grupo Aragosaurus <http://www.aragosaurus.com>. Paleontología. Facultad de Ciencias, Pedro Cerbuna 12, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, España. jicanudo@unizar.es

²Unidad de Paleontología, Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid, Campus de Cantoblanco, 28049 Madrid, España.

³Universidad Nacional de Educación a Distancia, Senda del Rey 9, 28040 Madrid, España.

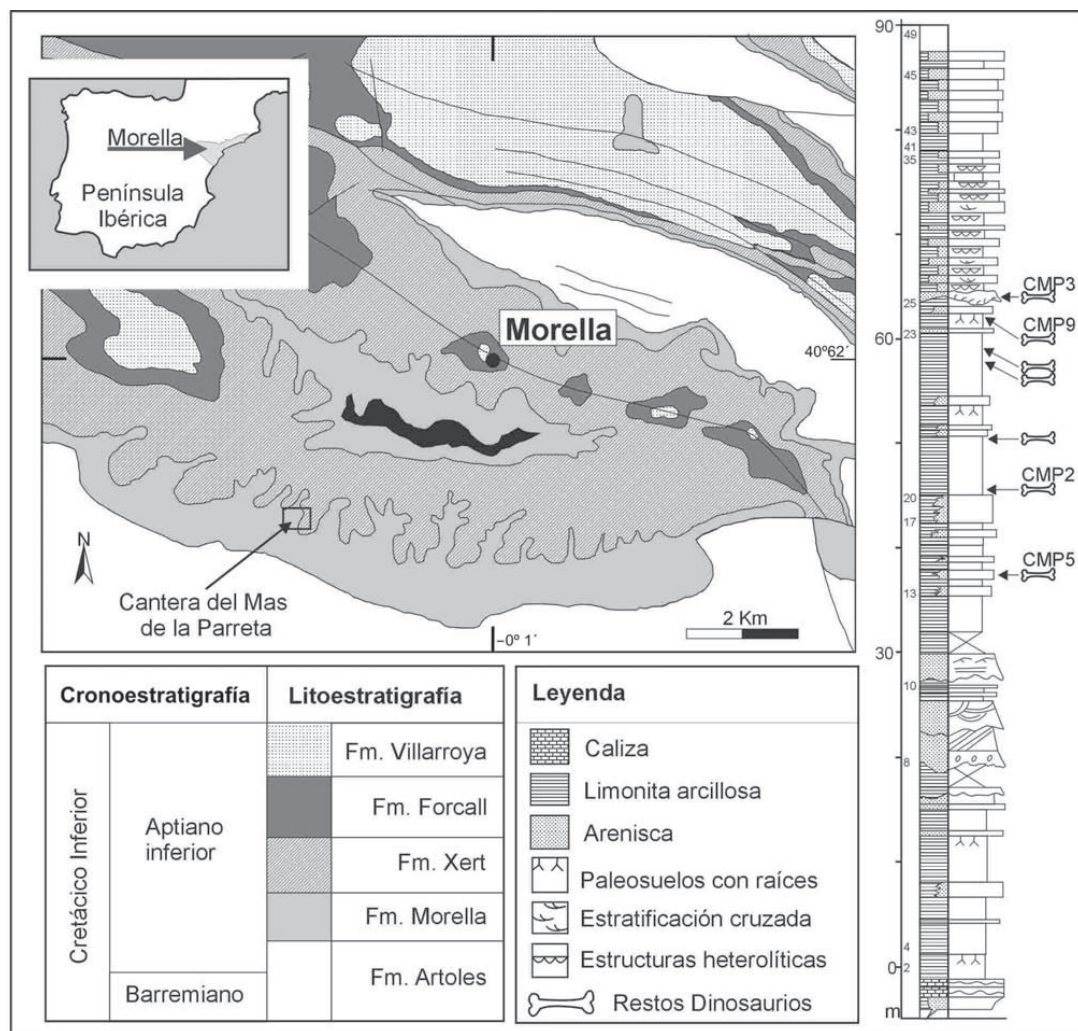


Figura 1. Situación geográfica de la Cantera del Mas de la Parreta (CMP) (Morella, España). Columna estratigráfica de la explotación de arcillas de dicha cantera con la posición de los niveles fosilíferos estudiados en este trabajo / *geographical location of the Mas de la Parreta Quarry (CMP) (Morella, Spain). Stratigraphic column showing the exploitation of clays from this quarry with the position of the fossiliferous levels studied in this paper.*

se extraen arcillas de la Formación Morella para la producción de cerámica.

Los yacimientos de La Parreta se encuentran en la parte noroeste de la cuenca del Maestrazgo (Salas *et al.*, 2001). El principal componente sedimentario de esta cuenca son carbonatos marinos depositados en aguas poco profundas. También hay materiales siliciclásticos en facies transicionales y continentales, como la Formación Morella (Gámez *et al.*, 2003). Esta formación representa un episodio regresivo en el Aptiano inferior intercalado entre los depósitos carbonatados marinos de la Formación Artoles

(Barremiano superior) en la base y la Formación Xert (Aptiano inferior) en el techo (figura 1).

El máximo desarrollo de la Formación Morella se encuentra al norte de la Cuenca del Maestrazgo (subcuenca de Morella), donde llega a alcanzar un espesor de 100 metros y es donde se encuentra la Parreta. Esta formación se depositó en llanuras fangosas y fluviales con alguna influencia marina y mareal, sobre todo hacia el techo de la formación (figura 1). De la base al techo se suceden varias asociaciones de facies que se interpretan como llanuras aluviales intercaladas con otras de relleno de canal, pertenecientes

a un sistema fluvial efímero con momentos de influencia mareal (figura 1). La llanura aluvial deja paso a un canal fluvial con abundantes estructuras mareales, finalizando con una asociación típica de llanura mareal siliciclástica (Salas *et al.*, 2003; Gámez *et al.*, 2003). Además, la presencia de un rico y diverso registro de tetrápodos continentales y marinos a lo largo de toda la formación, que incluye dinosaurios, pterosaurios, cocodrilos, escamosos, plesiosaurios, quelonios y "peces" óseos y cartilaginosos (Santafé *et al.*, 1982; Yagüe *et al.*, 2003; Salas *et al.*, 2003), refuerza la interpretación de medios continentales y transicionales para esta unidad geológica.

La edad de la Formación Morella está bien establecida a partir de correlación a nivel de cuenca (Salas *et al.*, 2001). Esta datación se ha realizado integrando los datos de carófitas en los niveles continentales, con los foraminíferos, nanoplancton calcáreo y ammonites en las facies de plataforma marina. Esto permite situar a la Formación Morella en la parte inferior de la secuencia de depósitos K.18 datada como Aptiano inferior (Santafé *et al.*, 1982; Salas *et al.*, 2001). La Formación Morella tiene un gran interés histórico al ser el primer lugar donde se describieron restos de dinosaurios en España (Pereda Suberbiola y Ruiz-Omeñaca, 2005; Gasulla, 2005). Entre 1978 y 1980, el Instituto Miquel Crusafont de Sabadell realizó campañas de excavación que permitieron el descubrimiento de abundante y diverso material de dinosaurios ornitópodos, tireóforos, saurópodos y terópodos (Santafé *et al.*, 1982). Posteriormente, se han excavado nuevos yacimientos, pero la mayoría de estos fósiles se encuentran sin publicar. Una de estas localidades son los yacimientos de la cantera del Mas de la Parreta.

La cantera del Mas de la Parreta

Los restos fósiles del Mas de la Parreta provienen del seguimiento y control paleontológico de las labores de extracción de las arcillas de esta cantera. Como consecuencia de este seguimiento, hasta el año 2006, se han recuperado y documentado cientos de restos desarticulados de vertebrados, además de plantas e invertebrados, distribuidos a lo largo de la serie estratigráfica de la Formación Morella que aflora en la cantera (Salas *et al.*, 2003; Gasulla *et al.*, 2003; Yagüe *et al.*, 2003; Gasulla *et al.*, 2006). Cada punto fosilífero se ha tratado como un yacimiento individual nombrándolos con su sigla correspondiente (figura 1). El lugar donde se ubicaban estos yacimientos una vez excavados, ha sido destruido por el avance del frente de explotación. Los dientes descritos en este estudio se han localizado en los yacimientos denominados CMP-2, CMP-3, CMP-5 y CMP-9 (tablas 1 y 2). La po-

sición estratigráfica relativa de estos yacimientos en la Formación Morella en la cantera de la Parreta se expresa en la figura 1. Los números de los yacimientos no expresan una secuencia estratigráfica, ya que los yacimientos se numeran conforme la explotación los va descubriendo.

El yacimiento CMP-2 se ha destruido por las labores de explotación minera. Litológicamente eran arcillas rojas, verdosas y abigarradas de la parte media de la Formación Morella (figura 1). Se interpreta como parte de un canal somero. Se encontraron más de doscientos restos óseos desarticulados, la mayoría de pequeño tamaño, y dientes de terópodos (Spinosauridae indet., Allosauroidea? indet., Theropoda indet.), cocodrilos (*Bernissartia* y *Goniopholis*), *Quelonia* indet., *Squamata* indet. y *Anura* indet. El material más completo era una concentración de restos de *Iguanodon*.

El yacimiento CMP-9 está excavado por completo y el sustrato eliminado por la actividad minera. Se encontraba en un nivel de limolitas arcillosas rojas y ligeramente abigarradas, de granulometría muy fina, situado en la parte media de la Formación Morella, estratigráficamente muy cercano a CMP-2 (figura 1). Estaba formado en un suelo hidromorfo de baja energía en un contexto de llanura fangosa. Se recuperaron 152 restos fósiles pertenecientes mayoritariamente a la carcasa desarticulada de un solo individuo de *Iguanodon*. Asociados se encontraron dientes de espinosáuridos, cocodrilos (*Goniopholis*?) y coprolitos.

El yacimiento CMP-5 está explotado por completo. Se trataba de un nivel de limonitas arcillosas y limonitas arenosas interpretado como un canal fluvial. Se recuperaron 178 fósiles pertenecientes en su mayoría a un ornitópodo similar a *Iguanodon*. Además se recuperaron escamas de osteictios, postraneano de cocodrilos, diente de terópodo y moldes de invertebrados.

El yacimiento CMP-3 se localiza en un nivel de gran extensión horizontal del cual se siguen recuperando fósiles conforme la explotación minera avanza. Litológicamente son conglomerados heterométricos grises y marrones distribuidos en depósitos lenticulares. Además de los clastos, están formados por una gran cantidad de restos fósiles vegetales y de vertebrados tanto continentales como marinos (Gámez *et al.*, 2003). Se interpretan como una superficie transgresiva donde se han desarrollado canales fluviales con influencia mareal (figura 1). En CMP-3 hay una gran abundancia de frondas de *Frenelopsis*, una conífera que caracterizaba las comunidades de tipo manglar y los pantanos límnicos en el Cretácico Inferior (Gómez *et al.*, 2002). Abundan los troncos del género *Brachyoxylon*, muchos de ellos presentan bioerosión de bivalvos atribuible a *Teredolites* (Salas *et al.*, 2003). Este icnogénero es típicamente marino, su abundan-

AMEGHINIANA 45 (4), 2008

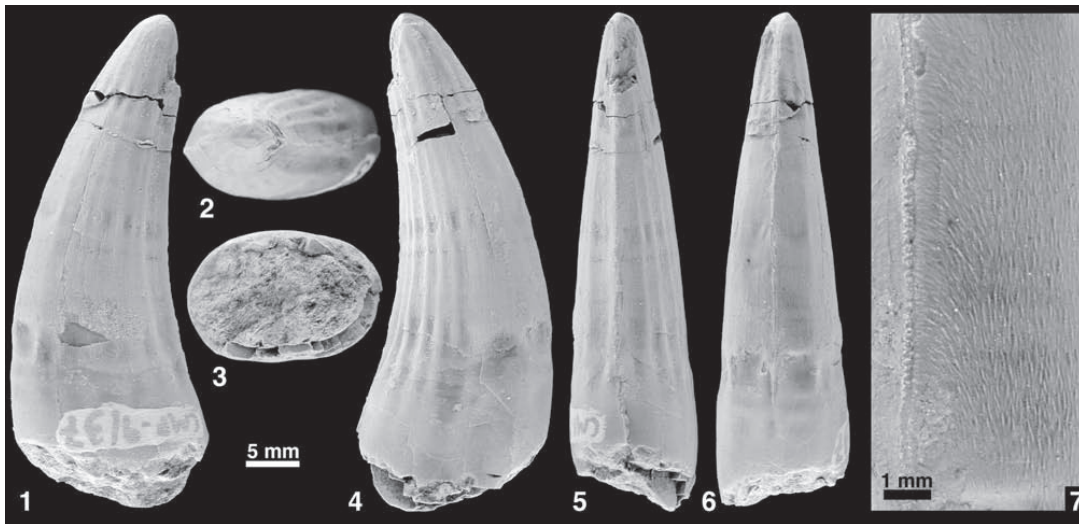


Figura 2. CMP9-37. 1, labial o lingual / labial or lingual. 2, ápice / apex. 3, base / base. 4, labial o lingual / labial or lingual. 5, distal / distal. 6, mesial / mesial. 7, detalle del borde con el desarrollo en abanico de las microgranulaciones del esmalte en el borde / close-up of the edge with the fan-shaped development of the microgranulations of the enamel on the edge.

cia en troncos en el nivel CMP-3 indica que está asociado a un nivel transgresivo. De esta manera, los troncos con *Teredolites* podrían venir de un mayor aporte de substratos xílicos en ambientes marinos marginales debido a la inundación de llanuras costeras con bosques (Ferrer y Gibert, 2005). En cuanto a la fauna hay restos atribuibles a varios taxones de osteíctios (semionotiformes), condriictios (hibodóntidos), quelonios, plesiosaurios, cocodrilos (*Thalattosuchia?*, *Goniopholis*, *Bernissartia* y *Theriosuchus*), pterosaurios, dinosaurios saurópodos (*Brachiosauridae* indet.), terópodos (*Dromaeosauridae* indet., *Spinosauridae* indet., *Theropoda* indet. varios), ornitópodos (*Iguanodontidae* e *Hypsilophodontidae*) y del tireóforo *Polacanthus* sp. (Salas *et al.*, 2003; este trabajo).

Paleontología sistemática

Orden SAURISCHIA Seeley, 1887-1888
Suborden THEROPODA Marsh, 1881
Infraorden TETANURAE Gauthier, 1986
Familia SPINOSAURIDAE Stromer, 1915
SPINOSAURIDAE indet.

Material. Se estudian 20 dientes aislados (listado en tablas 1 y 2) depositados provisionalmente en el Museo de la Valltorta (Castellón, España) con las siglas CMP-2 (1 diente), CMP-3 (16 dientes), CMP-5 (1 diente) y CMP-9 (2 dientes).

Descripción. Los dientes están bien conservados, pero presentan numerosas fracturas debido al proceso de extracción. La muestra incluye coronas funcionales AMEGHINIANA 45 (4), 2008

les con faceta de desgaste (figuras 2 y 8) y piezas con la superficie del esmalte pulida, bien porque haya sufrido algo de transporte (figura 3) o porque posiblemente esté reabsorbida (figura 2). El grado de abrasión de los dientes se encuentra en la tabla 2. Siete de los dientes carecen de abrasión. En los trece restantes hay una abrasión que varía de suave a moderada, que podría reflejar transporte. Algunos dientes presentan grietas longitudinales (figura 3) posiblemente producidas por alteración subaérea antes del enterramiento.

El tamaño de los dientes es variable (FABL entre 7 y 20 mm, tabla 1). La diferenciación entre superiores e inferiores se ha realizado por la posición de las facetas de desgaste (tabla 1), mesial-labial (inferiores) y medial-lingual (superiores). En los casos que carecen de faceta de desgaste o ésta se sitúa en una posición imprecisa (CMP9-49) no se ha distinguido entre mandíbulas superiores e inferiores. Ninguno de los ejemplares conserva la raíz completa, por lo que no se ha podido medir en ninguno la longitud total del diente. Hay coronas con pliegues muy suaves (figura 3), perpendiculares al crecimiento del diente (bandas en la terminología de Brusatte *et al.*, 2007), que interpretamos como problemas en el crecimiento llamadas hipoplasias y por tanto sin interés sistemático, aunque si paleoecológico.

Las coronas están curvadas distalmente y presentan una forma general cónica, pero con un ligero aplastamiento labiolingual (figuras 3 y 4), aunque en menor medida que en la mayoría de los dientes de terópodos. La relación entre la longitud y el ancho de

Tabla 1. Medidas en mm de los dientes aislados de espinosáuridos de la Cantera del Mas de la Parreta (Aptiano inferior, Morella, Castellón, España). FABL: Longitud mesiodistal de la base de la corona en mm. LMW: Anchura lateromedial de la base de la corona en mm. ALT: Altura del diente (conservada). La relación FABL/ALT se ha obtenido a partir de la altura estimada, por lo que es un valor aproximado. de/mm mesial: Número de denticulos por mm en la carena mesial. de/mm distal: Número de denticulos por mm en la carena distal. Cr/lab: Número de crestas labiales. Cr/li: Número de crestas labiales *: medidas estimadas / *measurements in mm of the individual spinosaurid teeth from the Mas de la Parreta Quarry (Lower Aptian, Morella, Castellón, Spain). FABL: Mesiodistal length of the base of the crown in mm LMW: Lateromedial width of the base of the crown in mm. ALT: Height of the tooth (preserved). The ratio FABL/ALT has been calculated on the basis of the estimated height and so is an approximate value. de/mm mesial: Number of denticles per mm on the mesial carena. de/mm distal: Number of denticles per mm on the distal carena. Cr/lab: Number of labial ridges. Cr/li: Number of lingual ridges *: estimated measurements.*

Número	FABL	LMW	LMW/FABL	ALT	FABL/ALT	de/mm mesial	de/mm distal	Cr/lab	Cr/li
CMP2-175	8,58	6,63	0,77	22,40*(20,51)	0,38	-	8	7	7
CMP3-182	17,46	12,67	0,73	39,93*(37,80)	0,44	6	-	7	9
CMP3-196	11,32	7,02	0,62	17,24*(16,82)	0,66	7	7	6	7
CMP3-360	17,81	11,78	0,66	38,83*(36,40)	0,46	5	6	8	10
CMP3-369	16,88	13,03	0,77	32,83*(34,92)	0,43	-	-	7	10
CMP3-370	16,87	10,69	0,63	(17,31)	-	-	7	7	9
CMP3-532	9,27*	7,02*	0,76	(10,82)	-	-	5	7	7
CMP3-538	8,78*	6,60*	0,75	15,55	0,56	8	9	>3	7
CMP3-758	19,48	12,85	0,66	40,77*(32,29)	0,43	-	6	7	9
CMP3-759	15,44	10,09	0,65	33,73*(31,80)	0,46	-	6	6	8
CMP3-760	16,85	12,99	0,77	39,35*(38,88)	0,43	7	7	8	9
CMP3-790	9,06	7,47	0,82	21,18	0,43	-	-	5	6
CMP3-791	12,22	9,98	0,81	(15,62)	-	-	7	6	8
CMP3-896	8,86	6,75	0,76	20,80*(19,81)	0,43	9	9	6	7
CMP3-897	9,45	6,65	0,70	21,21*(18,89)	0,46	8	9	?	6
CMP3-1012	8,08	6,46	0,80	19,82*(19,38)	0,41	7	7	6	7
CMP3b-9	11,25	8,17	0,73	30,37	0,37	6	7	6	8
CMP5b-46	14,07	10,39	0,74	24,21	0,58	6	6	?	7
CMP9-37	17,13	11,27	0,66	36,50	0,47	8	9	6	9
CMP9-49	18,51	12,07	0,65	37,65	0,49	-	-	10	7

la base de las coronas oscila entre 0,62 y 0,82. Las coronas son en general altas (figura 4), con una relación entre la altura y la longitud de la base oscilando entre 0,38 y 0,66. La diferencia de altura posiblemente refleje distintas posiciones a lo largo de la hilera dental (figura 5). Las carenas mesial y distal están bien desarrolladas. El diente no está más aplastado en los bordes para adaptarse a la carena, sino que ésta se presenta como una estructura superpuesta a la sección subcircular. Las carenas son prácticamente rectas. La carena distal se encuentra situada en el plano medial del diente. La parte apical se inclina labialmente respecto a la parte basal de la carena. Carece de la forma de S, característica de otros dientes de terópodos, o está muy ligeramente marcada (figura 6.3). Ambas carenas presentan denticulos extremadamente pequeños rectos, estrechos y subparalelos, prácticamente sin separación entre ellos, lo que da un borde continuo y afilado (figuras 5 y 6). La forma recta del borde cortante posiblemente se deba al desgaste. Los denticulos varían de tamaño (figuras 5.3 y 5.6), pero se mantienen en un número bastante constante de 8 denticulos/mm en ambas carenas. Los denticulos de la carena distal se distribuyen desde la

base del diente hasta la corona, cuyo ápice carece de denticulos. El desarrollo longitudinal de la carena mesial es variable. La mayoría de ejemplares posee una carena que no llega hasta la base de la corona (figuras 3.3 y 6.4), mientras que sí ocurre en unos pocos (figura 4.5).

El esmalte está distintivamente ornamentado por varias estructuras. Todos los dientes presentan unas conspicuas crestas longitudinales (figura 6) y unos pequeños abultamientos discontinuos, visibles ambos a simple vista. Estos últimos le dan al esmalte un aspecto finamente granuloso en toda la superficie de la corona (figuras 6.5-6.7), a diferencia de lo que sucede en la mayoría de los dientes de terópodos que es liso. Estos abultamientos del esmalte se encuentran de manera uniforme por todo el esmalte y, vistos en microscopio se distribuyen paralelamente a las crestas longitudinales (figura 6.6). Hacia los bordes mesial y distal estos abultamientos se abren en forma de un distintivo abanico hacia las carenas (figura 6.7). Las crestas longitudinales son el carácter que más resalta de los dientes de la Parreta. En todos los ejemplares es mayor el número de crestas en el lado lingual que en el labial, con excepción de CMP9-49,



Figura 3. CMP3-369. 1, labial / labial. 2, lingual / lingual. 3, distal / distal. 4, mesial / mesial.

donde hay un anormal número de crestas en el labial (10). El número generalmente varía de 6 a 7 en el lado labial y de 7 a 9 en el lingual (tabla 1), aunque en algún caso se presentan más debido a que se subdividen. Estas crestas presentan un desarrollo variable, soliendo estar menos marcadas las crestas más cercanas a los bordes mesial y distal (figuras 6.1 y 6.2). Suelen ser continuas en todo su desarrollo y sólo en algunos ejemplares son discontinuas (figura 6.2). Las crestas no alcanzan hasta el ápice y tampoco llegan hasta el contacto de la raíz con la corona. En tres ejemplares, que aparentemente representan dientes germinales, el desarrollo de las crestas en el lado labial es escaso (tabla 1), por lo que esta ausencia de las crestas labiales podría ser ontogenética.

Unos micropliegues apretados (*"enamel wrinkles"* de Brusatte *et al.*, 2007), rectos o ligeramente curvos y bien diferenciados de las crestas longitudinales se presentan en contacto con la carena mesial (figuras 5.3 y 8.5) y en algunos ejemplares también se presentan en la distal (tabla 2). Es un carácter bastante variable, tanto en su desarrollo longitudinal como en la profundidad de dichos pliegues. Hay ejemplares en los que se pueden observar a simple vista (figura 8.5). Sin embargo en otros solamente se insinúan, y sólo son visibles al microscopio (figura 5.3). En cuatro ejemplares no se han podido reconocer (tabla 2), aun-

que dos de ellos los hemos interpretado como gérmenes (CMP3-538 y CMP3-760), por lo que este carácter podría tener también un desarrollo ontogenético. Los otros dos ejemplares, CMP3-196 y CMP3-369 presentan un importante deterioro del esmalte (figura 3) y posiblemente se han perdido por erosión.

Discusión

Los dientes de la Parreta presentan algunos caracteres derivados que permiten precisar su posición sistemática. La ornamentación con crestas longitudinales que presentan estos dientes es convergente con la de algunos taxones de cocodrilos como *Goniopholis*, bien representados en el Cretácico Inferior de la Península Ibérica (Buscalioni y Sanz, 1984). Se diferencian bien porque los dientes de *Goniopholis* presentan una corona recta y más cónica, careciendo de carenas con dentículos. Hay también una cierta semejanza con los dientes de plesiosaurios por su ornamentación de estrías longitudinales. De hecho, alguno de los dientes estudiados en este trabajo fueron inicialmente asignados a plesiosaurios (Yagüe *et al.*, 2003). Sin embargo, en plesiosaurios la curvatura hacia el lado lingual de la corona está distintivamente más marcada y las crestas son más numerosas, finas

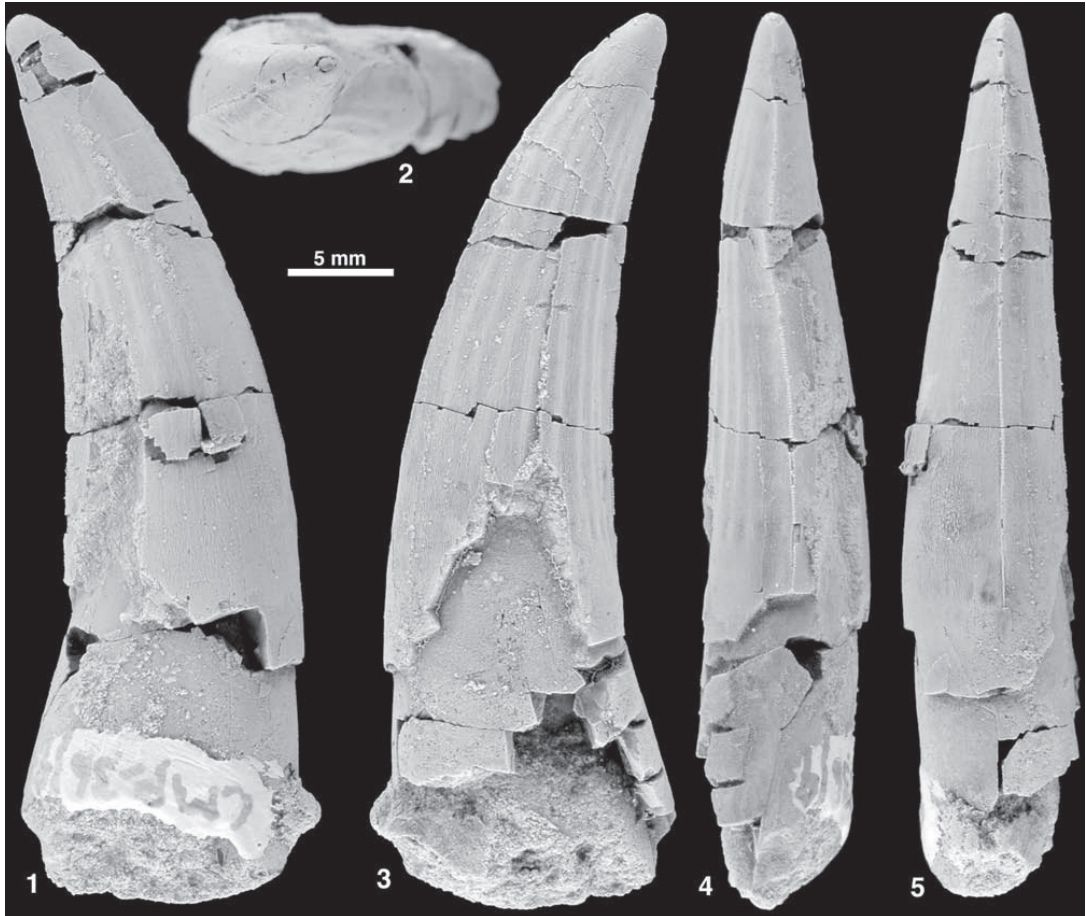


Figura 4. CMP3b-9. 1, labial o lingual / labial or lingual. 2, apical / apical. 3, labial o lingual / labial or lingual. 4, distal / distal. 5, mesial / mesial.

y más irregulares, anastomosándose en muchas ocasiones. Además, la cavidad pulpar amplia, como la que presentan los dientes de la Parreta, es más típica de un arcosaurio que de un sauropterigio (Buffetaut e Ingavat, 1986). Los dientes de la Parreta presentan una sección mucho más redondeada que la presente en terópodos con dientes de similar tamaño como pueden ser alosaurios o abelisaurios. La forma cónica es un carácter derivado en Archosauria que aparece, convergentemente, en cocodrilos y en los terópodos Spinosauridae (Charig y Milner, 1997; Sereno *et al.*, 1998), pudiendo ser una sinapomorfía de estos últimos (Kellner y Campos, 1996).

Los dientes de la Parreta presentan una ornamentación constituida por crestas longitudinales distribuidas del ápice a la base. La mayoría de los terópodos presentan dientes con esmalte liso, sin ornamentación, pero hay algunos ejemplos de dientes aislados

con ornamentación en terópodos del Jurásico Superior sin clara posición taxonómica, como por ejemplo *Megalosaurus meriani* Greppin 1870 de Suiza (Greppin, 1870), "*Labrosaurus sulcatus*" Marsh 1896 de Norteamérica y *Labrosaurus stehowi* Janensch 1925 de Tanzania. El taxón "*Labrosaurus sulcatus*" es *nomen nudum*, teniendo en cuenta las ilustraciones de los dientes premaxilares de *Ceratosaurus* figurados por Marsh (1896, véase Madsen y Welles, 2000). Este tipo de ornamentación también está presente en dientes aislados relacionados con *Ceratosaurus* (Madsen y Welles 2000; Rauhut, 2005). Estrías longitudinales con patrones más irregulares que los encontrados en el material de la Parreta, también se han citado en dientes de terópodos enigmáticos como *Paronychodon* del Cretácico Superior de Norteamérica (Currie *et al.*, 1990) y formas afines del Cretácico Inferior de la Península Ibérica (Zinke y Rauhut, 1994).

AMEGHINIANA 45 (4), 2008

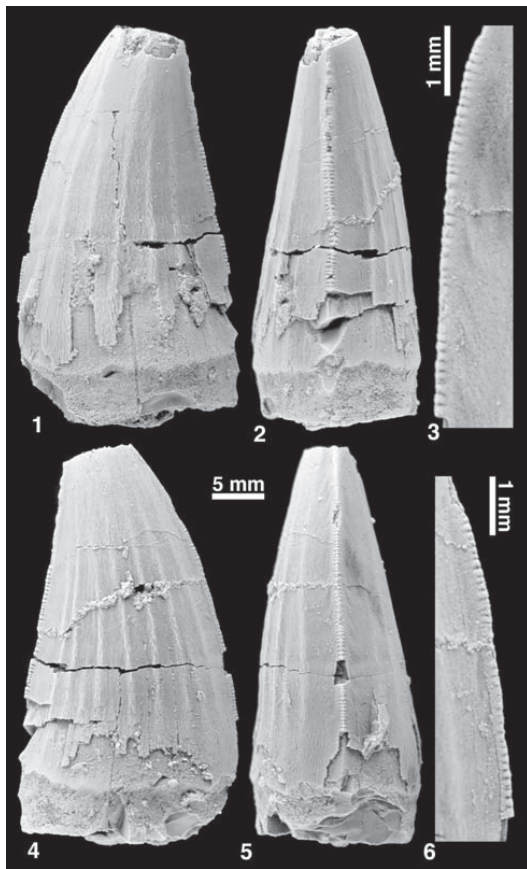


Figura 5. CMP3-1012. 1, labial o lingual / labial or lingual. 2, distal / distal. 3, detalle de los denticulos de la carena mesial en vista lingual / close-up of the denticles of the mesial carina in lingual view. 4, labial o lingual / labial or lingual. 5, mesial / mesial. 6, detalle de los denticulos de la carena distal / close-up of the denticles of the distal carina.

Por otro lado, las formas con ornamentación consistente en crestas longitudinales del Cretácico Inferior son asignadas a Spinosauridae (Kellner y Campos, 1996; Martill y Hutt, 1996; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2005), que está compuesto por dos clados hermanos: los Baryonychinae (los espinosáuridos más cercanos a *Baryonyx* que a *Spinosaurus*), y los Spinosaurinae (los espinosáuridos más cercanos a *Spinosaurus* que a *Baryonyx*). Los miembros de estos clados presentan dos tipos distintos de dientes. Apomórficamente, *Spinosaurus* tiene dientes cónicos, más parecidos a los de un cocodrilo y sin ornamentación, ya que Sereno *et al.* (1998) consideran que la presencia de crestas es la condición primitiva para los espinosáuridos. Los dientes de los espinosaurinos son menos curvados; mientras que los barionícinos están más

cercanos a la curvatura que, en vista lateral, presentan mayoritariamente los terópodos. Para algunos autores, los barionícinos tienen una ornamentación compuesta por crestas longitudinales bien desarrolladas. Mientras que los espinosaurinos han perdido esta ornamentación, o la tienen poco desarrollada (Martill y Hutt, 1996). Sin embargo, el espinosaurino *Irritator* presenta unos dientes con unas crestas bien desarrolladas (Sues *et al.*, 2002: fig. 5). Esto dificulta situar a los dientes de la Parreta en una de las dos subfamilias, teniendo en cuenta el criterio de las crestas longitudinales.

Además de las crestas longitudinales, los dientes de la Parreta presentan pequeñas granulaciones en la superficie del esmalte, lo que los diferencia de la mayoría de los terópodos que presentan un esmalte totalmente liso. Este esmalte con pequeñas granulaciones está presente en el ejemplar holotipo de *Baryonyx walkeri* Charig y Milner 1986 (Charig y Milner, 1997), en dientes aislados del Weald inglés (Martill y Hutt, 1996), del Cretácico Inferior de la Península Ibérica (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2005), en *Suchomimus tenerensis* Sereno, Beck, Dutheil, Gado, Larsson, Lyon, Marcot, Rauhut, Sadleir, Sidor, Varricchio, Wilson y Wilson, 1998 y en *Irritator* (Rauhut, com. pers.). Esto parece indicar que es una sinapomorfía de los espinosáuridos.

Otra de las sinapomorfías presente en los dientes de la Parreta es el pequeño tamaño de los denticulos de las carenas mesial y distal. La mayoría de los dientes de los terópodos presentan bordes aserrados con desarrollo de denticulos, cuyo tamaño se ha utilizado tradicionalmente en la identificación de dientes aislados (Farlow *et al.*, 1991). El número de denticulos en los terópodos de tamaño mediano-grande suele oscilar entre 2 y 3 por mm (10-15 cada 5 mm). Sin embargo, en los barionícinos se observa una miniaturización de los denticulos (Martill y Hutt, 1996). El aumento del número de denticulos se puede interpretar como un paso anterior a su desaparición, produciéndose esta evolución de manera independiente en diferentes grupos de tetanuros. Así, dinosaurios con un elevado número de denticulos se observan en Maniraptoriformes como *Saurornitholestes langstoni* Sues 1978, que en la carena anterior presenta 7 por mm. De manera independiente, en los espinosaurios barionícinos hay una miniaturización de los denticulos: 7 denticulos por mm en *Baryonyx* (Charig y Milner, 1997), o 7-8 en *Suchomimus* (Sereno *et al.*, 1998) o en los dientes de la Parreta. En formas más derivadas se presenta una pérdida de los mismos, como sucede en los espinosaurinos (Martill y Hutt, 1996).

Los dientes de la Parreta presentan variabilidad con respecto al desarrollo de la carena mesial. El valor sistemático de este carácter está en discusión, ya que la longitud de esta carena podría variar a lo largo de la mandíbula y, especialmente, con el estadio

Tabla 2. Conservación y posición anatómica sugerida de los dientes de espinosáuridos de la Cantera del Mas de la Parreta (Aptiano inferior, Morella, Castellón, España). Abrasión: incluimos tanto la que se ha producido por el transporte, como la alteración superficial del esmalte por la posible ingestión del mismo terópodo. Presente: Se observa algo de abrasión en el esmalte o en las crestas longitudinales pero se diferencia la microornamentación. Moderado: Pérdida de la mayor parte de la microornamentación. Fuerte: Pérdida de parte de las crestas longitudinales / *preservation and suggested anatomical position of the spinosaurid teeth from the Mas de la Parreta Quarry (Lower Aptian, Morella, Castellón, Spain). Abrasion: we include both what has been produced by transportation and the possible superficial alteration of the enamel produced by possible ingestion on the part of the theropod itself. Present: Some abrasion is observed in the enamel or in the longitudinal crests, but the micro-ornamentation can be distinguished. Moderate: Loss of most of the micro-ornamentation. Strong: Loss of part of the longitudinal crests.*

Número	Estatus	Posición	Tipo diente	Micro-pliegues	Faceta Desgaste	Abrasión
CMP2-175	Corona con parte raíz	Mandibular derecho	Funcional	-	Mesial	Moderada
CMP3-182	Corona con parte raíz	Mandibular derecho	Funcional	Si (mesial)	Mesial-Labial	Presente
CMP3-196	Fragmento de Corona	Maxilar izquierdo	Funcional?	No	Lingual	Fuerte
CMP3-360	Corona con parte raíz	-	Funcional	Mesial	-	Ausente
CMP3-369	Corona con parte raíz	Maxilar izquierdo	Reemplazo	No	Lingual-Mesial	Fuerte
CMP3-370	Corona con ápice roto y parte raíz	-	Funcional?	-	-	Presente
CMP3-532	Corona con ápice roto y parte raíz	-	Funcional?	Si	-	Presente
CMP3-538	Corona con parte de raíz	Lateral	Germen?	No	Sin faceta	Ausente
CMP3-758	Corona con el ápice roto	Lateral	Funcional?	Mesial	-	Presente
CMP3-759	Corona	Maxilar derecho	Funcional	Mesial-Lingual	Mesial-Lingual	Ausente
CMP3-760	Corona sin raíz	Lateral	Germen?	No	-	Ausente
CMP3-790						
CMP3-791	Corona con ápice roto y parte raíz	-	Funcional?	-	-	Presente
CMP3-896						
CMP3-897	Corona con ápice roto y parte raíz	-	Germen?	Mesial-Lingual	-	Ausente
CMP3-1012	Corona con ápice roto y parte raíz	-	Funcional	Mesial	-	Ausente
CMP3b-9	Corona con parte raíz	Lateral	Funcional	Mesial	-	Ausente
CMP5b-46	Corona con parte raíz	Lateral	Germen	Mesial	Sin faceta	Fuerte
CMP9-37	Corona con parte raíz	Mandibular izq/ Maxilar derecho	Funcional	Mesial	Mesial-Lingual	Presente
CMP9-49	Corona con parte raíz	Maxilar derecho	Funcional	Mesial	Mesial-Lingual	Presente

de erupción del diente (Rauhut, com. pers.). En otros grupos de Tetanurae basales, la reducción de la carena mesial podría tener valor sistemático como estadio intermedio de este carácter con algunos coelurosaurios que pierden por completo la carena mesial (Canudo *et al.*, 2006). En los dientes de la Parreta hay varios ejemplares que se han considerado como gémenes (tabla 2) al carecer de facetas de desgaste. Estos dientes presentan la carena mesial hasta la base de la corona (figuras 5 y 7), sin embargo algunos de los dientes funcionales presentan la reducción de la carena (figura 3). Esta observación preliminar po-

dría indicar tal vez que en los espinosáuridos de la Parreta este carácter podría estar relacionado con el estadio de erupción del diente. Hay que tener en cuenta que el material de la Parreta son dientes aislados y provenientes de diferentes niveles estratigráficos (Gámez *et al.*, 2003), y no tenemos la certeza que representen a un solo taxón, como se ha considerado en nuestro trabajo

Los dientes de la Parreta presentan una apreciable variabilidad en el tamaño, forma y ornamentación. Esta variabilidad podría considerarse como ontogenética y/o de heterodoncia. Si lo comparamos con

AMEGHINIANA 45 (4), 2008

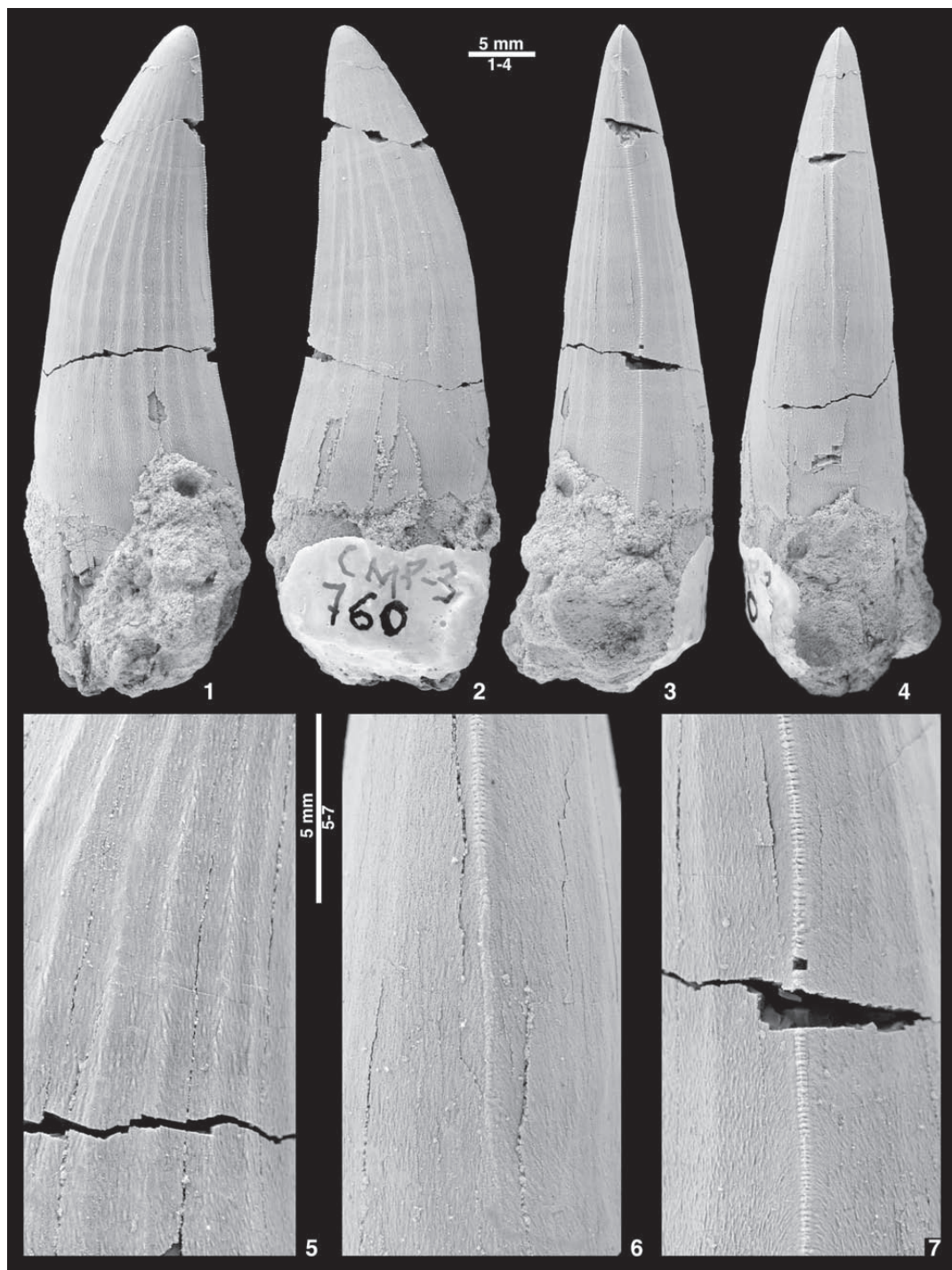


Figura 6. CMP3-760. 1, labial o lingual / labial or lingual. 2, labial o lingual / labial or lingual. 3, distal / distal. 4, mesial / mesial. 5, detalle de las microgranulaciones en las crestas longitudinales / close-up of the microgranulations in the longitudinal crests. 6, detalle de la final de la carena mesial / close-up of the end of the mesial carena. 7, detalle de la carena distal y las microgranulaciones en abanico / close-up of the distal carena and the fan-shaped microgranulations.

AMEGHINIANA 45 (4), 2008

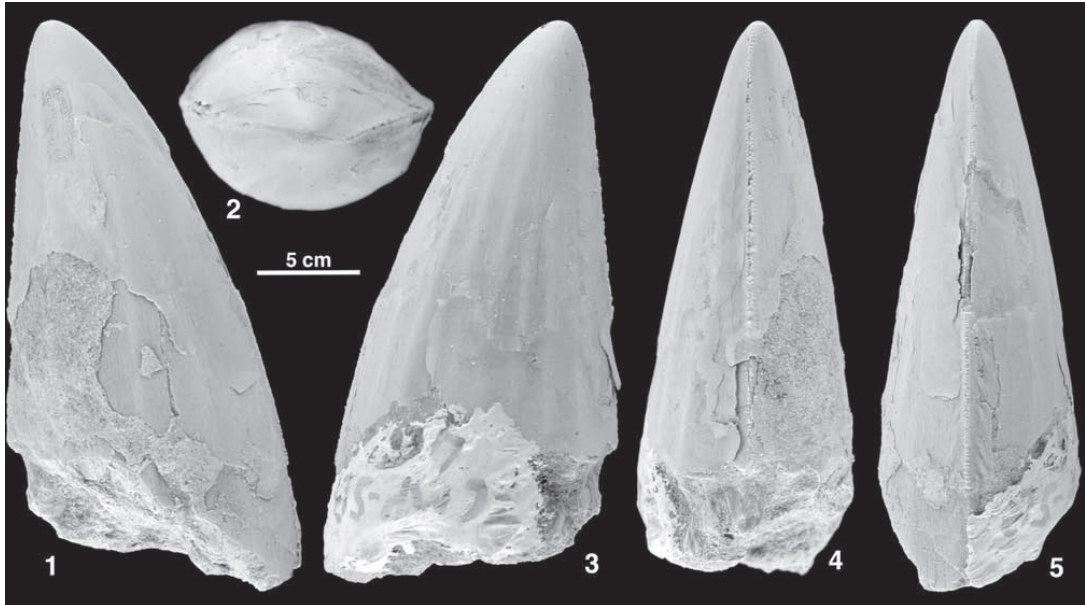


Figura 7. CMP5b-46. 1, labial o lingual / labial or lingual. 2, apical / apical. 3, labial o lingual / labial or lingual. 4, distal / distal. 5, mesial / mesial.

material craneal de otros espinosáuridos podemos contestar la cuestión. La reconstrucción de la mandíbula de *Baryonyx walkeri* presenta los dientes mesiales distintivamente más grandes que el resto (figura 12 en Charig y Milner, 1997). Esto también se observa en los premaxilares (figura 2 en Charig y Milner, 1997). La forma general también varía al presentar los premaxilares una sección más circular (figura 2 en Charig y Milner, 1997), mientras que los maxilares están más aplastados lateromedialmente (figura 3 en Charig y Milner, 1997). Además, la significativa diferencia de tamaño de los dientes de la Parreta indica que están representados diferentes estadios ontogénicos. Sin embargo, los caracteres más diagnósticos, como número y forma de los denticulos o los patrones de la ornamentación, se mantienen independientemente del tamaño del diente. Por lo que interpretamos que la morfología es constante durante la ontogenia y las variaciones que se detectan entre los ejemplares de la Parreta son debidas a las diferencias en su posición en la serie dental.

Comparación de los dientes de la Parreta con otros espinosáuridos

Los dientes aislados de Formación Arcillas de Morella son difíciles de asignar taxonómicamente, ya que el registro conocido de los terópodos en esta formación es fragmentario. Únicamente se han citado

restos postcraneales y dientes aislados de grandes y medianos tetanuros (Santafé *et al.*, 1982; Gasulla *et al.*, 2006). Sin embargo, la derivada morfología que presentan los dientes de la Parreta nos permite, por lo menos, descartar su inclusión en algunos taxones.

El material de la Parreta se diferencia de los dientes de *Spinosaurus* por la ausencia de ornamentación en el género africano (Stromer, 1915; Martill y Hutt, 1996; Charig y Milner, 1997; Sereno *et al.*, 1998). Uno de los taxones mejor conocidos es el barionicino *Baryonyx walkeri* del Weald de la Isla de Wight (Reino Unido, Inglaterra). Es un ejemplar del que se conoce material craneano y postcraneano (Charig y Milner, 1997), y varios dientes aislados asociados con el holotipo. En el dentario no se encontró ningún diente (con excepción de uno muy pequeño, de reemplazo), seis en el premaxilar y uno en el maxilar (Charig y Milner, 1997). Estos autores figuran cuatro dientes con unas distintivas raíces muy largas, que no son posibles de comparar con el material de la Parreta. Las carenas mesial y distal poseen denticulos de pequeño tamaño (7 en *Baryonyx*, 7-8 en los de la Parreta), un número similar de crestas en el lado lingual (6-8) y el esmalte porta una ligera rugosidad visible a simple vista. Estos caracteres están presentes en el holotipo de *Baryonyx* del Barremiano de Inglaterra (Charig y Milner, 1997). Sin embargo los dientes de *Baryonyx* presentan la ornamentación de crestas sólo en el lado lingual, a diferencia de los dientes del Mas de la Parreta que la tienen en los dos

AMEGHINIANA 45 (4), 2008

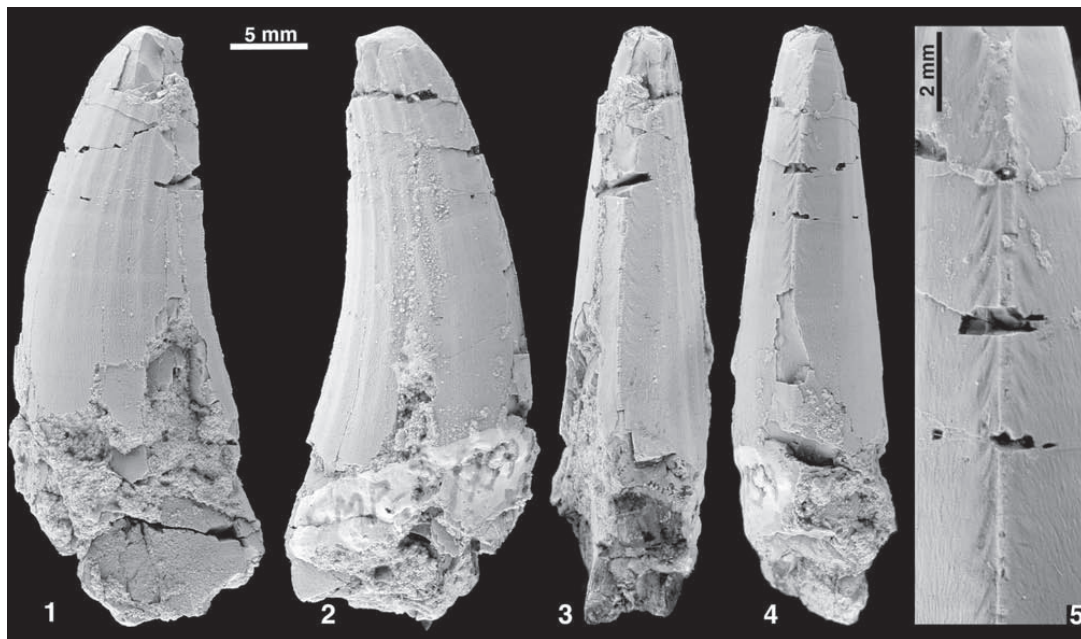


Figura 8. CMP3-759. 1, labial o lingual / labial or lingual. 2, labial o lingual / labial or lingual. 3, distal / distal. 4, mesial / mesial. 5, detalle de los micropliegues apretados del borde mesial / close-up of the tightly packed microfolds of the mesial edge.

lados. También se diferencian por la presencia de los micropliegues del esmalte en los dientes de la Parreta, no citados en *Baryonyx*. Por tanto, los dientes de la Parreta son de un taxón distinto de *Baryonyx walkeri*, aunque podría estar relacionado.

El único taxón de espinosaurios descrito a partir de dientes aislados es *Siamosaurus suteethorni* Buffetaut e Ingavat, 1986 de la Formación Sao Khua (Tailandia). Esta Formación fue datada en el Jurásico Superior, pero posteriormente ha sido correctamente incluida en el Cretácico Inferior (Buffetaut y Suteethorn, 1999). Los dientes asignados a este taxón son frecuentes en dicha formación, pero no se conocen restos postcraneales. Lo peculiar de estos dientes hizo que Buffetaut e Ingavat (1986) inicialmente los consideraran, con dudas, como de un Spinosauridae, posteriormente confirmado (Hasegawa *et al.*, 2003). *Siamosaurus* presenta un mayor número (15) de crestas longitudinales (Buffetaut e Ingavat, 1986) que los dientes de la Parreta. Las formas asiáticas de espinosáuridos parecen tener un mayor número de crestas que las formas europeas y africanas, ya que también otros dientes aislados de Japón identificados como *Siamosaurus*? presentan 12 crestas longitudinales (Hasegawa *et al.*, 2003).

Los dientes de la Parreta comparten algunos caracteres con taxones del final del Cretácico Inferior de Gondwana. Por una parte, tienen un gran parecido con los de *Suchomimus tenerensis* del Cretácico Inferior AMEGHINIANA 45 (4), 2008

de Níger (Serenó *et al.*, 1998), tanto en el número de crestas y número de denticulos como en la ornamentación microgranular en forma de abanico en los bordes (vease figura 2e en Serenó *et al.*, 1998). Este último carácter sólo compartido por *Suchomimus* y el espinosáurido de la Parreta. Por otra parte, comparte con *Irritator challengerii* Martill, Cruickshank, Frey, Small y Clarke, 1996 del Aptiano de Brasil la presencia de micropliegues apretados en el esmalte del borde de los dientes. Sues *et al.* (2002) figuran una corona maxilar del holotipo de *Irritator* en vista labial donde se observan claramente los micropliegues en contacto con la carena mesial (ver figura 5 de Sues *et al.*, 2002). La presencia de esmalte arrugado ("enamel wrinkles") se ha propuesto recientemente que pueda tratarse como una sinapomorfía de Tetanurae y que la forma, disposición de este esmalte arrugado pueda ser característico de un clado en particular (Brusatte *et al.*, 2007).

Se han descrito dientes aislados de barionícinos en varias localidades del Cretácico Inferior de Europa (Península Ibérica y Reino Unido). Martill y Hutt (1996) describen dientes aislados de un posible barionícino en la Formación Wessex (Wealden Group) del Barremiano inferior de la isla de Wight (Reino Unido). Estudian cinco dientes morfológicamente similares al holotipo de *Baryonyx walkeri*, con unas carenas compuestas por 5 denticulos por mm. En el entorno de Salas de los Infantes (Burgos, España) aflora la Formación Castrillo de la Reina donde se han

descrito dientes aislados de barionícidos del Barremiano superior-Aptiano (Torcida *et al.*, 2003). Estos dientes presentan una morfología similar a los de Mas de la Parreta, con similar número de denticulos por milímetro y de crestas. Sin embargo la ausencia de la ornamentación de pequeños pliegues y de la ornamentación en forma de abanico en estos dientes nos hace pensar que son taxones distintos. Los dientes de la Parreta también presentan caracteres diferentes a los dientes de espinosáuridos recuperados en niveles más antiguos, del Hauteriviano superior y del Barremiano de España (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2005). Éstos tampoco presentan la ornamentación de los espinosáuridos de Mas de la Parreta. Además, presentan una sola carena y poseen más denticulos por milímetro, por lo que son considerados taxones distintos.

Conclusiones

Se describen por primera vez dientes de espinosáuridos en el Aptiano inferior de Europa. Se trata de 20 dientes aislados de la Formación Arcillas de Morella recuperados en la explotación de arcillas de la Parreta. Proviene de tres yacimientos distintos situados en la parte media y superior de esta formación. Teniendo en cuenta el pequeño intervalo temporal que cubre la Formación Morella, estos yacimientos se pueden considerar casi coetáneos. La acumulación de los dientes en los yacimientos de la Parreta tiene un origen complejo, ya que hay una mezcla de dientes funcionales, germinales, con y sin evidencias de transporte (tabla 2), con y sin evidencias de exposición subaérea. Algunos yacimientos como CMP-3 son claramente de acumulación, en el que uno de los elementos son los dientes acumulados de los espinosáuridos. En otros, como CMP-9, la acumulación fosilífera está formada mayoritariamente por la carcasa de un ornitópodo; en este caso la presencia de los dientes de los espinosáuridos podría ser el resultado de la rotura durante el consumo de dicha presa por parte de los terópodos. La relación de carcasas de dinosaurios fitófagos y dientes aislados de terópodos está bien documentada en la literatura y se relaciona con la alimentación (Buffetaut y Suteethorn, 1989).

Los dientes de los espinosáuridos de los yacimientos de la Parreta presentan una variabilidad morfológica y biométrica que es coherente con que puedan pertenecer al mismo taxón. Morfológicamente estos dientes son diferentes de los descritos en el Hauteriviano-Barremiano del resto de Europa. Además presentan algunos caracteres derivados, como es la presencia de pliegues apretados en los bordes, o el desarrollo de microgranulaciones en abanico presente en taxones gondwánicos (*Irrigator* y

Suchomimus, respectivamente). Esto indicaría una conexión entre las faunas ibéricas y gondwánicas apuntada por otros autores en el Cretácico Inferior (Dalla Vecchia, 2005). Sin embargo, para demostrar esta posible cercana conexión entre el espinosáurido de la Parreta y los espinosáuridos gondwánicos sería necesario la comparación de material más completo que únicamente dientes aislados.

Agradecimientos

Especialmente gracias a la empresa Vega del Moll, S.A que sin su sensibilidad por el patrimonio paleontológico nunca hubieran existido los fósiles estudiados en este trabajo. El Grupo Aragosaurus (<http://www.aragosaurus.com/>) está subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia, por los fondos Feder (CGL2004-03393 y CGL2007-62469) y Gobierno de Aragón (Grupos Consolidados 2008). Las fotografías han sido realizadas por la Dra. Zarela Herrera e Isabel Pérez Urresti del Servicio de Fotografía Paleontológica de la Universidad de Zaragoza. Las correcciones de los revisores Oliver Rauhut y Rodolfo Coria han mejorado notablemente el texto original.

Bibliografía

- Brusatte, S.L., Benson, R.B., Carr, T.D., Williamson, T.E. y Sereno, P. 2007. The systematic utility of theropod enamel wrinkles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 1052-1056.
- Buscalioni, A.D. y Sanz, J.L. 1984. Los Arcosaurios (Reptilia) del Jurásico Superior - Cretácico Inferior de Galve (Teruel, España). *Teruel* 71: 9-28.
- Buffetaut, E. 1992. Remarks on the Cretaceous theropod dinosaurs *Spinosaurus* and *Baryonyx*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 2: 88-96.
- Buffetaut, E. e Ingavat, R. 1986. Unusual theropod dinosaur teeth from the Upper Jurassic of Phu Wiang, northeastern Thailand. *Revue de Paléobiologie* 5: 217-220.
- Buffetaut, E. y Suteethorn, V. 1989. A sauropod skeleton associated with theropod teeth in the Upper Jurassic of Thailand: Remarks on the taphonomic and palaeocological significance of such associations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 73: 77-83.
- Buffetaut, E. y Suteethorn, V. 1999. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 150: 13-23.
- Canudo J.L., Ruiz-Omeñaca, J.L., Aurell, M., Barco, J.L. y Cuenca-Bescos, G. 2006. A megatheropod tooth from the late Tithonian-lower Berriasian (Jurassic-Cretaceous transition) of Galve (Aragon, NE Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 239: 77-99.
- Charig, A.J. y Milner, A.C. 1986. *Baryonyx*, a remarkable new theropod dinosaur. *Nature* 324: 359-361.
- Charig, A.J. y Milner, A.C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of the Natural History Museum of London (Geology Series)* 53: 11-70.
- Currie, P.J., Rigby, J.K. y Sloan, R.E. 1990. Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. En: K. Carpenter y P.J. Currie (eds.), *Dinosaurs systematics. Approaches and Perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 282-298.
- Dalla Vecchia, F.M. 2005. Between Gondwana and Laurasia: Cretaceous Sauropods in an intraoceanic carbonate platform. En: V. Tidwell y K. Carpenter (eds.), *Thunder-Lizards. The Sau-*

- ropodomorph Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington y Indianapolis, pp. 395-429.
- Farlow, J.O., Brinkman, D.L., Abler, D.L. y Currie, P.J. 1991. Size, shape, and serration density of theropod dinosaur lateral teeth. *Modern Geology* 16: 161-198.
- Ferrer, O. y Gibert, J.M. de. 2005. Presencia de *Teredolites* en la Formación Arcillas de Morella (Cretácico Inferior, Castellón). *Revista Española de Paleontología*, Número Especial 10: 39-47.
- Gómez, D., Paciotti, P., Colombo, F. y Salas, R. 2003. La Formación Arcillas de Morella (Aptiense inferior), Cadena Ibérica oriental (España): caracterización sedimentológica. *Geogaceta* 34: 191-194.
- Gasulla, J.M. 2005. Los dinosaurios de Morella (Castellón, España): historia de su investigación. *Revista Española de Paleontología*, Número Extraordinario 10: 29-38.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pereda-Suberbiola, X. y Sanz, J.L. 2003. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* (Cretácico inferior, Morella, Castellón, España). 19ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología (Morella): 83.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Escaso, F. y Sanz, J.L. 2006. Diversidad de terópodos del Cretácico Inferior (Fm. Arcillas de Morella, Aptiense) en los yacimientos del Mas de la Parreta (Morella, Castellón). 22ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología (León): 124-125.
- Gómez, B., Martín-Closas, C., Barale, G., Solé de Porta, N., Thévenard, F. y Guignard, G. 2002. *Frenolopsis* (Coniferales: Cheirolepidiaceae) and related male organ genera from the Lower Cretaceous of Spain. *Palaeontology* 45: 997-1036.
- Greppin, J.B. 1870. Description géologique du Jura bernois et de quelques districts adjacents. *Beitrage Geologische Karte Schweiz* 8: 1-357.
- Hasegawa, Y., Buffetaut, E., Manabe, M. y Takakuwa, Y. 2003. A possible spinosaurid tooth from the Sebayashi Formation (Lower Cretaceous), Gunma, Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History* 7: 1-5.
- Janensch, W. 1925. Die Coelurosaurier und Theropoden der Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica*, Supplement 7: 1-99.
- Kellner, A.W.A. y Campos, D.A. 1996. First early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil, with comments on Spinosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Monatshefte 199: 151-166.
- Kellner, A.W.A. y Mader, B.J. 1997. Archosaur teeth from the Cretaceous of Morocco. *Journal of Paleontology* 71: 525-527.
- Madsen, J.H.Jr. y Welles, S.P. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda); a revised osteology. *Miscellaneous Publication, Utah Geological Survey* 2: 1-80.
- Marsh, O. 1896. The Dinosaurs of North America. *United States Geological Survey 16º Annual Report 1894-95*: 133-414.
- Martill, D.M., Cruickshank, A.R.I., Frey, E., Small, P.G. y Clarke, M. 1996. A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. *Journal of the Geological Society* 153: 5-8.
- Martill, D.M. y Hutt, S. 1996. Possible baryonychid dinosaur teeth from the Wessex Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of the isle of Wight, England. *Proceedings of the Geologists' Association* 107: 81-84.
- Milner, A., Buffetaut, E. y Suteethorn, V. 2007. A tall-spined spinosaurid theropod from Thailand and the biogeography of spinosaurs. 67º Annual Meeting. Society of Vertebrate Paleontology. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 118A.
- Pereda Suberbiola, X. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2005. Los primeros descubrimientos de dinosaurios en España. *Revista Española de Paleontología*. Número extraordinario 10: 15-28.
- Rauhut, O. 2005. Post-cranial remains of 'coelurosaur' (Dinosauria, Theropoda) from the Late Jurassic of Tanzania. *Geological Magazine* 142: 97-107.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.L., Cruzado-Caballero, P., Infante, P. y Moreno-Azanza, M. 2005. Baryonychine teeth (Theropoda: Spinosauridae) from the Lower Cretaceous of La Cantalera (Josa, NE Spain). *Kaupia. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte* 14: 59-63.
- Salas, R., Guimerá, J., Mas, R., Martín-Closas, C., Meléndez, A. y Alonso, A. 2001. Evolution of the Mesozoic Central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian chain). *Mémoires du Museum national d'Histoire naturelle* 186: 145-185.
- Salas, R., Colombo, F., Gómez, D., Gasulla, J.M., Martín-Closas, C., Moratalla, J., Paciotti, P. y Querol, X. 2003. Guía de la Excursión. 19ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Sociedad Española de Paleontología (Morella): 31 pp.
- Santafé, J.V., Casanovas, M.L., Sanz, J.L. y Calzada, S. 1982. *Geología y paleontología (Dinosaurios) de las Capas Rojas de Morella (Castellón, España)*. Diputación Provincial de Castellón y Diputación de Barcelona, Barcelona, 169 pp.
- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Gado, B., Larsson, C.E., Lyon, G.H., Marcot, J.D., Rauhut, O.W., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varricchio, D.D., Wilson, G.P. y Wilson, J.A. 1998. A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. *Science* 282: 1298-1302.
- Stromer, E. 1915. Wirbeltier-reste der Baharije-Sufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen. nov. spec. *Abhandlungen der Mathematisch-Physikalischen Classe der Koeniglich Bayerischen Akademie der Wissenschaften* 28: 1-32.
- Sues, H.-D., 1978. A new small theropod dinosaur from the Judith River Formation (Campanian) of Alberta Canada. *Zoological Journal of the Linnean Society* 62: 381-400.
- Sues, H.-D., Frey, E., Martill, D.M. y Scott, D.M. 2002. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brasil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 535-547.
- Torcida Fernández, F., Izquierdo Montero, L.A., Huerta Hurtado, P., Montero Huerta, D. y Pérez Martínez, G. 2003. Dientes de dinosaurios (Theropoda, Saurópoda), en el Cretácico inferior de Burgos (España). *Ciencias de la Tierra* 26: 335-346.
- Yagüe, P., Ortega, F., Noé, L., Gasulla, J.M. y García, M.D. 2003. Reptiles marinos (Plesiosauria) del Aptiense inferior de Morella (Castellón). *Ciencias de la Tierra* 26: 399-404.
- Zinke, J. y Rauhut, O.W.M. 1994. Small theropods (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen E* 13: 163-177.

Recibido: 29 de marzo de 2007.

Aceptado: 15 de julio de 2008.

4.3. ANKYLOSAURIA

En este apartado se realizará una descripción del nuevo material de dinosaurios anquilosaurios procedente de los yacimientos CMP-3 y CMP-3b, en la que se incluyen comparaciones con otros taxones de Ankylosauria.

4.3.1. ANTECEDENTES EN EL ESTUDIO DE ANKYLOSAURIA EN LA FORMACIÓN ARCILLAS DE MORELLA

Los primeros restos de dinosaurios tiréoforos procedentes de la Formación Arcillas de Morella corresponden, a una falange ungueal y una placa de la armadura dérmica, procedentes del yacimiento Mas Romeu que fueron asignados a un anquilosaurio nodosáurido indeterminado (Sanz *et al.*, 1982).

4.3.2. ANQUILOSAURIOS DE LA CANTERA DEL MAS DE LA PARRETA

Sistemática paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842

ORNITHISCHIA Seeley, 1887

THYREOPHORA Nopcsa, 1915

ANKYLOSAURIA Osborn, 1923

Polacanthus Owen, 1865 (en Anónimo, 1865)

Polacanthus sp.

Material

CMP-3/748, CMP-3/853, CMP-3/935 y CMP-3/971 espinas dérmicas, CMP-3/749, CMP-3b/158 fragmentos del escudo sacropélvico, CMP-3/747 placa crestada, CMP-3/970, CMP-3b/7, CMP-3b/8, CMP-3/141 y CMP-3/588 osículos dérmicos.

4.3.3. ELEMENTOS DE LA ARMADURA DÉRMICA DEL DINOSAURIO ANQUILOSAURIO *POLACANTHUS* OWEN, 1865, EN EL CRETÁCICO INFERIOR DE MORELLA (CASTELLÓN, ESPAÑA)

En este apartado se incluye un trabajo de investigación en el que se describen los materiales localizados en el yacimiento CMP-3 y CMP-3b de la Cantera del Mas de la Parreta. Dichos materiales pertenecen casi en su totalidad a elementos de la armadura dérmica (espinas presacras, fragmentos del escudo sacro pélvico, placas crestadas, osículos dérmicos, espinas caudales). La combinación de caracteres que puede reconocerse en esta muestra esta compartida con el género *Polacanthus* (Gasulla *et al.*, 2011).

Referencia: Gasulla, J.M.; Ortega, F.; Pereda Suberbiola, X.; Escaso, F.; Sanz, J.L. 2011. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* Owen, 1865 en el Cretácico Inferior de Morella (Castellón, España). *Ameghiniana*, 48 (4), 508-519.

ELEMENTOS DE LA ARMADURA DÉRMICA DEL DINOSAURIO ANQUILOSAURIO *POLACANTHUS* OWEN, 1865, EN EL CRETÁCICO INFERIOR DE MORELLA (CASTELLÓN, ESPAÑA)



J. MIGUEL GASULLA¹, FRANCISCO ORTEGA², XAVIER PEREDA SUBERBIOLA³, FERNANDO ESCASO² y J. LUIS SANZ¹

¹Unidad de Paleontología, Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid, Campus de Cantoblanco, c/ Darwin, 2, 28049 Madrid, España.
jm.gasulla@gmail.com, dinopelu@gmail.com

²Grupo de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Educación a Distancia, c/ Senda del Rey, 9, 28040 Madrid, España.
fortega@ccia.uned.es, fescaso@ccia.uned.es

³Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, Apartado 644, 48080 Bilbao, España. xavier.pereda@ehu.es

Resumen. Se describen varios elementos aislados del dermatoesqueleto de un dinosaurio anquilosaurio de la Formación Arcillas de Morella del Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de la Península Ibérica. Dichos elementos corresponden a espinas dérmicas presacras y caudales, fragmentos del escudo sacropélvico, varias placas crestadas y osículos dérmicos también crestados. Todos los ejemplares se han recuperado en una cantera de arcillas en la localidad de Morella (Castellón, España). La ausencia de un surco en el borde posterior de las espinas presacras y la morfología del escudo sacropélvico en el que las protuberancias carenadas o en forma de domo son relativamente pequeñas y bajas dorsoventralmente son caracteres compartidos con el género *Polacanthus*. A la espera de más elementos diagnósticos, se opta por referir estos elementos como *Polacanthus* sp. Este hallazgo constituye la colección más numerosa de elementos dermatoesqueléticos de este anquilosaurio hallados fuera de Inglaterra. Además, la nueva evidencia de *Polacanthus* en el registro ibérico refuerza la alta semejanza existente entre las faunas de dinosaurios del Barremiano–Aptiano de Reino Unido y la Península Ibérica.

Palabras clave. *Polacanthus*. Armadura dérmica. Formación Arcillas de Morella. Cretácico Inferior. Morella. España.

Abstract. DERMAL ARMOUR ELEMENTS OF THE ANKYLOSAUR DINOSAUR *POLACANTHUS* OWEN, 1865, FROM THE LOWER CRETACEOUS OF MORELLA (CASTELLÓN, SPAIN). Isolated dermal armour elements of an ankylosaur from the lower Aptian Arcillas de Morella Formation at Morella (Castellón, Spain) are described herein. These elements are presacral and caudal spines, fragments of sacropelvic shield, keeled scutes and keeled ossicles. The possession of ungrooved presacral spines and a sacropelvic shield composed of irregularly arranged bosses and small tubercles are some of the features shared with *Polacanthus*. Thus we tentatively refer these elements to *Polacanthus* sp. This assemblage of *Polacanthus* dermal armour elements is currently the most important outside England. Furthermore, the new evidence of this ankylosaur in the Iberian record corroborates the great similarity between the Barremian–Aptian dinosaur faunas both the British and Iberian records.

Key words. *Polacanthus*. Dermal armour. Arcillas de Morella Formation. Lower Cretaceous. Morella. Spain.

La Formación Arcillas de Morella del Aptiano inferior del Noroeste de la Península Ibérica ha proporcionado hasta el momento actual un abundante registro fósil de vertebrados, principalmente de dinosaurios. El conjunto de estos dinosaurios presenta algunas semejanzas con las faunas de los depósitos sedimentarios de las Facies Weald (Sanz *et al.*, 1982), con una edad que va desde el Hauteriviense hasta el Aptiano. La Formación Arcillas de Morella representa el periodo más tardío del denominado “Greater Wealden”, constituido por un grupo de localidades del Cretácico Inferior de Inglaterra y del continente europeo que comparten un conjunto de taxones, como saurópodos titanosauriformes, varios terópodos, anquilosaurios, euornitópodos basales y sobre todo la presencia destacada del ornitópodo *Iguanodon* Mantell, 1825

(Holtz *et al.*, 2004). Esta fauna está también parcialmente compartida con otras formaciones coetáneas de América del Norte y el norte de África (Weishampel *et al.*, 2004).

Los taxones dinosaurianos mejor representados en la Formación Arcillas de Morella, en algunos casos con ejemplares bastante completos, corresponden a ornitópodos iguanodónidos, concretamente a *Iguanodon bernissartensis* Boulenger, 1881, y a saurópodos titanosauriformes, probablemente braquiosauridos (Sanz *et al.*, 1982; Ortega *et al.*, 2006; Gasulla *et al.*, 2009a). Además de estos, se han identificado, a partir de elementos aislados, varias formas de terópodos atribuibles a espinosauridos, alosauroides y dromeosauridos (Gasulla *et al.*, 2006; Canudo *et al.*, 2008). En cuanto a dinosaurios ornitópodos, además de *Iguanodon*, se ha reconocido la pre-

sencia de formas próximas al género *Hypsilophodon* Huxley, 1869 (Sanz *et al.*, 1983; Ruiz-Omeñaca, 2001; Santos *et al.*, 2009) y una forma de Iguanodontia cercana al género *Mantellisaurus* Paul, 2007 (Gasulla *et al.*, 2009b).

La primera referencia a tireóforos en Morella atribuyó a ?Nodosauridae una falange ungueal y un elemento dermatoesquelético (Sanz *et al.*, 1982). El hallazgo en los últimos años de un mayor número de restos atribuibles a estos di-

nosaurios ha permitido establecer su relación con el anquilosaurio *Polacanthus* (Gasulla *et al.*, 2003). Los anquilosaurios se caracterizan por presentar un gran desarrollo de la coraza dérmica (Carpenter, 1997; Vickaryous *et al.*, 2004). *Polacanthus* es el anquilosaurio europeo mejor representado en número de especímenes. En la Península Ibérica, además de en Morella, se han descubierto restos fósiles atribuibles a *Polacanthus* en otros yacimientos (Pereda Suberbiola, 2006),

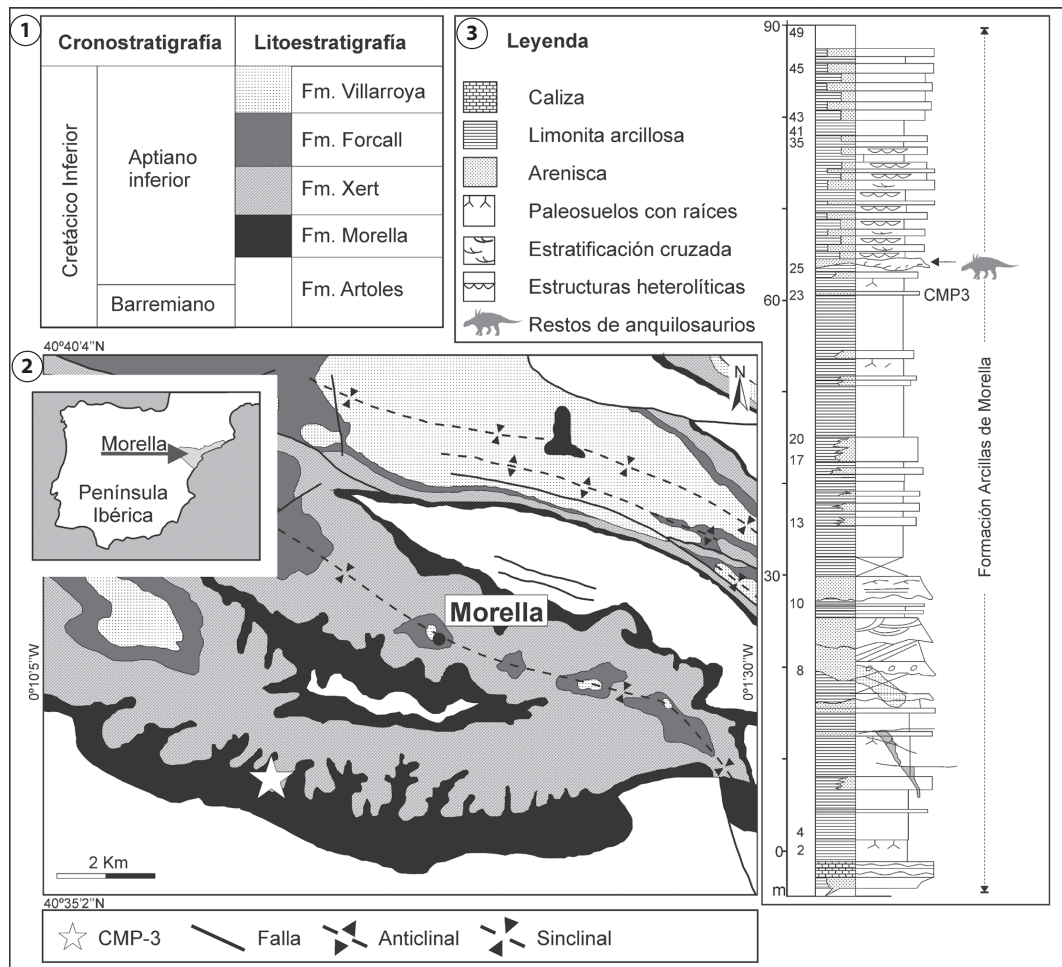


Figura 1. Esquema simplificado de la cronoestratigrafía y unidades litoestratigráficas de la cuenca del Maestrazgo en el entorno de la Cantera del Mas de la Parreta (basado en Salas *et al.*, 2003)/ Simplified diagram of the chronostratigraphy and lithostratigraphic units of the Maestrazgo Basin close to the Mas de la Parreta Quarry (based on Salas *et al.*, 2003). **2.** Mapa geológico simplificado mostrando la ubicación de la localidad de Morella (Castellón). La estrella marca la Cantera del Mas de la Parreta/ Simplified geological map showing the location of Morella (Castellón). Grey star indicates the location of the Mas de la Parreta Quarry. **3.** Columna estratigráfica simplificada del frente de explotación de la cantera mostrando la distribución de ambientes sedimentarios y la posición del área CMP-3 (basado en Gámez *et al.*, 2003)/ Simplified stratigraphic column from the exploitation of the quarry showing the distribution of sedimentary environments and the location of the CMP-3 area (based on Gámez *et al.*, 2003).

como el Cretácico Inferior de Salas de los Infantes (Burgos) (Pereda Suberbiola *et al.*, 1999) y Golmayo (Soria) (Pereda Suberbiola *et al.*, 2007).

En uno de los yacimientos de Morella, denominado “Cantera del Mas de la Parreta-3” se ha recogido, en los últimos años, un importante conjunto de elementos de la armadura dérmica asignables a dinosaurios anquilosaurios. El conjunto de material está constituido por varios tipos de osteodermos que permiten una discusión sobre la asignación taxonómica de los tireóforos representados en la Formación Arcillas de Morella.

Abreviaturas. BMNH, The Natural History Museum (antes British Museum of Natural History), Londres; CMP, Colección de la Cantera Mas de la Parreta en Morella, Castellón; GM, Gosport Museum, Hampshire; HORSM, Horsham Museum, Horsham, Sussex.

MARCO GEOLÓGICO

Los ejemplares de anquilosaurios que se describen en este trabajo proceden de la Cantera del Mas de la Parreta, a unos 4 km al sudoeste del casco urbano de Morella (Castellón, España). Esta explotación de arcilla afecta desde el año 2000 a una superficie de alrededor de 100.000 m², en la que se ha removido un volumen de sedimentos cercano a los 4 millones de toneladas. El control de esta actividad ha permitido la localización de varias áreas de interés paleontológico que han proporcionado una colección importante de vertebrados continentales y marinos mesozoicos (Salas *et al.*, 2003; Gasulla, 2005). La cantera explota sedimentos pertenecientes a la Formación Arcillas de Morella (*sensu* Canérot *et al.*, 1982) denominada con anterioridad “Capas Rojas de Morella” (*sensu* Hahne, 1930; Canérot, 1974; Santafé *et al.*, 1982). La Formación Arcillas de Morella representa un episodio sedimentario regresivo-transgresivo en la base del Aptiano inferior (Salas *et al.*, 2003). Esta formación se halla intercalada (Fig. 1) entre la Formación Calizas y Margas de Artoles (Barremiano) y la Formación Calizas y Margas de Xert (Aptiano inferior) (Gámez *et al.*, 2003). Desde el punto de vista paleontológico, la Formación Arcillas de Morella ha sido centro de interés desde finales del Siglo XIX, coincidiendo con las primeras citas sobre dinosaurios en España (Vilanova, 1872, 1873).

En la Cantera del Mas de la Parreta se ha recuperado una abundante colección de restos fósiles distribuida en diferentes puntos de la columna estratigráfica. El material descrito en este trabajo procede exclusivamente del área denominada genéricamente CMP-3 (Fig. 1), que por su distribución

lenticular se ha dividido en tres subáreas: CMP-3, CMP-3b y CMP-3c. Esta área se sitúa inmediatamente por encima de una superficie de transgresión (Salas *et al.*, 2003), que es muy extensa lateralmente. Los restos de vertebrados son muy abundantes en toda esta área (más del 60% de los recogidos en la cantera), aunque generalmente aparecen dispersos y a menudo fragmentados y rodados, lo cual parece indicar que una parte de estos elementos fósiles habrían sufrido un proceso de transporte. En este nivel destaca la abundancia de microrrestos (tejidos vegetales y palinomorfo) y macrorrestos vegetales constituidos principalmente por cutículas de coníferas (*Frenelopsis* Schenck 1869) y troncos (Salas *et al.*, 2003; Martín-Closas y Gómez, 2003). Algunos de estos troncos contienen icnofósiles del icnogénero *Teredolites* Leymerie, 1842, correspondientes a perforaciones de bivalvos (Ferrer y Gibert, 2005). La fauna continental representada es diversa, identificándose moluscos bivalvos y gasterópodos, peces óseos (*Lepidotes* Agassiz, 1832), cuatro tipos de tortugas, de los que se ha reconocido por el momento el solemídido *Helochelydra* Nopcsa, 1928 (Ortega *et al.*, 2006; Pérez García *et al.*, 2008), cocodrilos de los géneros *Goniopholis* Owen, 1841, *Bernissartia* Dollo, 1883, y *Theriosuchus* Owen, 1879 (Sastre García, 2007), pterosaurios y dinosaurios. Entre los dinosaurios se han localizado restos de saurópodos braquiosáuridos (Gasulla *et al.*, 2008), de terópodos asignables a alosauroideos, dromeosáuridos y espinosáuridos (Canudo *et al.*, 2004; Gasulla *et al.*, 2006), restos de ornitópodos asignados al género *Iguanodon* (Gasulla, 2005; Gasulla *et al.*, 2007) y restos de tireóforos asignables a *Polacanthus* (Gasulla *et al.*, 2003; este trabajo). La fauna marina está representada por moluscos bivalvos (principalmente asignables al género *Ceratostreon* Bayle, 1878), elasmobranquios (*Hybodontidae* indet.) y plesiosaurios elasmosáuridos (Yagüe *et al.*, 2003).

MATERIAL

Los restos de la armadura dérmica procedentes de la cantera Mas de la Parreta que se asignan a anquilosaurios consisten en cuatro espinas dérmicas, dos fragmentos del escudo sacropélvico, una placa crestada y cinco osículos dérmicos (nomenclatura de Blows, 2001). El material procede de las áreas CMP-3 y CMP-3b, que, junto a CMP-3c, corresponden a tres conjuntos lenticulares de conglomerados, separados entre sí por un centenar de metros. Una parte de los clastos que componen estos conglomerados son restos fósiles de gran diversidad y muy revueltos, entre los cuales se encuentra el material estudiado. Los restos han sido localizados *ex situ*, ya que la matriz fue previamente arrancada por proce-

dimientos mecánicos y trasladada a una zona de acopio para su revisión manual.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Superorden DINOSAURIA Owen, 1842

Orden ORNITHISCHIA Seeley, 1887

Suborden THYREOPHORA Nopcsa, 1915

Infraorden ANKYLOSAURIA Osborn, 1923

Género *Polacanthus* Owen, 1865 (en Anónimo, 1865a)

Especie tipo. *Polacanthus foxii* Owen, 1865 (en Anónimo, 1865b).

Polacanthus sp.

Figuras 2–4

Material asignado. CMP-3/748, CMP-3/853, CMP-3/935 y CMP-3/971, espinas dérmicas; CMP-3/749, CMP-3b/158, fragmentos del escudo sacropélvico; CMP-3/747, placa crestada; CMP-3/970, CMP-3b/7, CMP-3b/8, CMP-3/141 y CMP-3/588, osículos dérmicos. Todos los materiales se han hallado dispersos y mezclados con materiales de otros taxones de vertebrados. Aunque no se han hallado elementos repetidos y dichos elementos presentan cierta proximidad, no hay ningún otro criterio para establecer una relación entre el material recuperado y su correspondencia a un solo individuo o a diferentes individuos.

Procedencia y edad. Áreas CMP-3 y CMP-3b, Cantera del Mas de la Parreta, Morella (Castellón). Formación Arcillas de Morella (Aptiano inferior, Cretácico Inferior) (Canérot *et al.*, 1982).

Descripción

CMP-3/748 (Fig. 2.1–3). Se interpreta como una espina presacra izquierda de la región dorsal. El ejemplar presenta una forma subpiramidal alargada y asimétrica, con una desarrollada quilla dorsal de sección ahusada. Las superficies lateral y medial de la quilla son amplias, lisas y convexas, mientras que los bordes anterior y posterior son agudos y rectos. El borde anterior es más largo que el posterior y ligeramente curvado hacia afuera; ambos ascienden para juntarse en el ápice de la espina, que sería afilada, aunque una pequeña abrasión no permita constatarlo.

La base es grande y maciza y en vista ventral tiene una forma subromboidal, con la longitud mayor dirigida anteroposteriormente. Es cóncava longitudinalmente, más evidente en la región anterior y presentando además una pequeña concavidad aislada en posición postero medial. Tiene dos procesos prominentes, uno medial anterior y otro lateral

posterior más desarrollado. En gran parte de su superficie se puede observar una textura fibrosa formada por haces entrecruzados. Los bordes de la base están engrosados y son rugosos, más notablemente en la región lateral.

CMP-3/853 (Fig. 2.4). Se interpreta como un fragmento de una espina presacra izquierda de la región dorsal, a la cual le falta la mitad superior de la quilla dorsal.

Aunque es semejante a CMP-3/748, presenta algunas diferencias. La quilla dorsal es de sección sinusoidal, más claramente en la cara medial debido a que, en su superficie, se sitúa centralmente un proceso longitudinal redondeado. Esta superficie tiene rugosidades y estrías de pequeño tamaño y en la parte anterior varias acanaladuras longitudinales suaves, más marcadas cerca de la base. Estas acanaladuras pueden tener un origen vascular (Blows, 1987). La superficie lateral presenta una ligera convexidad longitudinal situada en una posición centroposterior. Dicha superficie también tiene rugosidades y estrías pero no se observan acanaladuras vasculares. Los bordes son agudos, siendo más largo el anterior. Ambos se curvan desde la base, el anterior lateralmente y el posterior medialmente.

La base es grande y robusta, presentando un contorno subelipsoidal alargado con una escotadura en la zona media del borde lateral. La base es ligeramente cóncava en dirección longitudinal y en ella se puede observar el tejido fibroso con pequeños forámenes. Los prominentes procesos lateral y medial son casi simétricos en la región anterior, pero mientras el proceso medial va reduciéndose hasta desaparecer en la región posterior, el proceso lateral ocupa toda la extensión antero-posterior. La prolongación del borde anterior de la quilla dorsal por debajo del borde de la base forma un proceso agudo semejante a un pico. En la región posteromedial de la base existe una significativa concavidad aislada. Los bordes de la base están engrosados y son rugosos, sobre todo el borde lateral.

Las variaciones morfológicas en los tipos de espinas presacas, probablemente cercanas o en la misma posición topográfica, presentan problemas de interpretación. Blows (1987) planteó que estas variaciones pueden deberse a dimorfismo sexual aunque, como sugirieron Pereda Suberbiola *et al.* (1999), las diferencias en las espinas caudales también pueden deberse a variaciones individuales.

Carpenter y Kirkland (1998) reconstruyeron la armadura dérmica del ejemplar tipo de *Polacanthus foxii* (BMNH R175) y dispusieron estas espinas proyectadas lateralmente en los márgenes laterales del escudo sacropélvico. No obstante, tras compararlas con elementos de la armadura dérmica de

Gastonia Kirkland, 1998 (véase reconstrucción en Kirkland, 1998; Gaston *et al.*, 2001), estas espinas proceden probablemente de la mitad posterior de la región presacra y estarían localizadas por delante del escudo sacropélvico.

CMP-3/749 (Fig. 3.1–2). Se interpreta como un fragmento del escudo sacropélvico. Se trata de un resto plano, de planta subtrapezoidal. La superficie dorsal está irregularmente ornamentada por protuberancias redondeadas rodeadas de tubérculos de menor tamaño (“bosses” y “tubercles” siguiendo la nomenclatura de Blows, 2001; correspondientes a los “keeled

[β] y “tuberculated [α] scutes” de Hulke, 1888), presentando muchas pequeñas cicatrices semejantes a las que Kirkland (1998) atribuyó a la actividad de un parásito. La superficie ventral presenta varios forámenes, generalmente pequeños y un característico patrón de fibras entrecruzadas derivado de la osificación de las fibras de colágeno (Kirkland, 1998).

CMP-3b/158 (Fig. 3.3). Se interpreta como un fragmento del escudo sacropélvico. El resto es plano y tiene planta su-
rectangular. La superficie dorsal está ornamentada por protuberancias y tubérculos. Las protuberancias corresponden

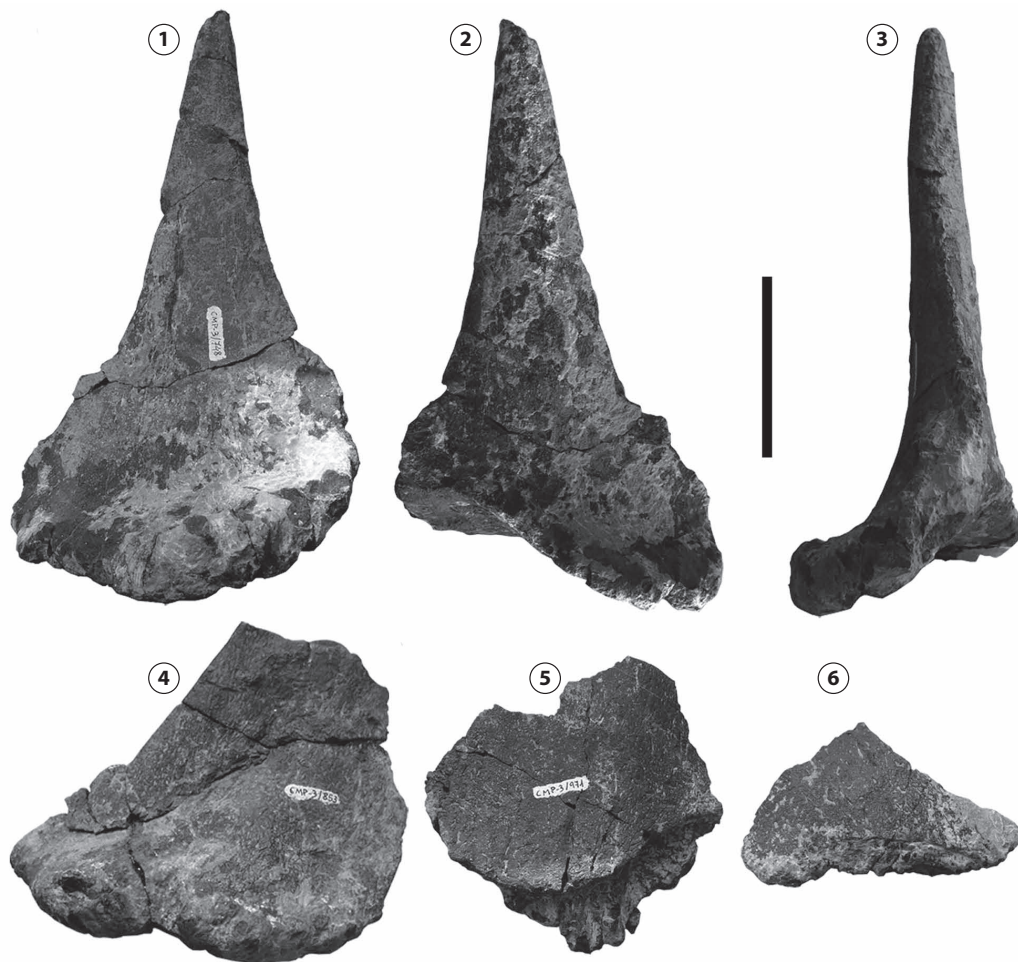


Figura 2. *Polacanthus* sp. 1–3, CMP-3/748, espina presacra izquierda en vistas lateral (1), medial (2) y posterior (3)/ left presacral spine in lateral (1), medial (2) and posterior (3) views; 4, CMP-3/853, espina presacra izquierda en vista lateral/ left presacral spine in lateral view; 5, CMP-3/971, espina caudal anterior derecha en vista lateral/ right anterior caudal spine in lateral view; 6, CMP-3/935, espina caudal media derecha en vista lateral/right mid-caudal spine in lateral view. Escala/ Scale bar= 10 cm.

morfológicamente a dos placas crestadas fusionadas al conjunto y rodeadas de un anillo de tubérculos de menor tamaño. Utilizando como criterio de orientación del ejemplar el mayor desarrollo posterior de la crestas en las placas crestadas, pueden alinearse estas protuberancias considerando una anterior y otra posterior. De la misma forma, la presencia de un fragmento de placa crestada rodeada de un anillo incompleto de tubérculos a la izquierda de la protuberancia posterior y de un anillo de tubérculos incompleto a la izquierda de la protuberancia anterior podría indicar una cierta regularidad en la distribución de estas estructuras en el escudo sacropélvico. Los restantes tubérculos generalmente son de mayor tamaño que los que rodean las placas y se distribuyen de forma irregular por el resto de la superficie dorsal. La superficie ventral presenta también el patrón de fibras entrecruzadas derivado de la osificación de las fibras de colágeno.

CMP-3/971 (Fig. 2.5). Se interpreta como un fragmento de una espina caudal anterior derecha. El ejemplar tiene una forma subtriangular. La quilla anterior presenta una sección sinusoidal poco pronunciada y más desarrollada en la cara dorsal. La superficie dorsal tiene pequeñas y suaves rugosidades y estrías, así como varias acanaladuras longitudinales que ocupan toda la parte anterior y central y que comienzan en el borde de la base. La superficie ventral es más plana que la dorsal y presenta el mismo patrón de textura, aunque las acanaladuras longitudinales se encuentran emplazadas en la parte posterior. Los bordes de la quilla, aunque incompletos, probablemente serían agudos y rectos.

CMP-3/935 (Fig. 2.6). Se interpreta como un fragmento de una espina caudal media derecha. Se trata de una espina en la que está ausente gran parte de la quilla anterior y están ligeramente erosionados los bordes anterior y posterior. El ejemplar tiene una forma subpiramidal truncada y está comprimido lateralmente. La quilla anterior presenta una sección biconvexa de forma ahusada alargada anteroposteriormente. Las superficies ventral y dorsal son semejantes, con abundantes estrías, pequeños forámenes y rugosidades, estas últimas más patentes en los bordes de la base y en el borde anterior. El borde anterior es mucho más extenso que el posterior y está ligeramente curvado en dirección dorsal. El borde posterior es recto y más agudo.

La base es alargada, estrecha y predominantemente recta, aunque se curva ligeramente en dirección ventral en el extremo posterior. Presenta una forma elipsoidal muy alargada y bastante simétrica. Tiene una cavidad interna longitudinal en forma de V invertida que ocupa toda la base. Esta cavidad alcanza su mayor profundidad en la zona central (20 mm). Los

bordes de la base son rugosos con muescas y ranuras, siendo los ventrales ligeramente más gruesos que los dorsales. En vista dorsoventral, los bordes de la base se elevan en una suave curva de arco desde el extremo anterior.

A pesar de su carácter incompleto, los ejemplares CMP-3/935 y 971 de Morella se interpretan como espinas caudales, ya que presentan un contorno lateral subtriangular y una base hueca y estrecha (Blows, 1987; Pereda Suberbiola, 1994; Kirkland, 1998; Pereda Suberbiola *et al.*, 1999; Blows, 2001). El modelo de armadura dérmica caudal propuesto para *Gastonia* y *Polacanthus* consiste en espinas triangulares que se proyectan lateralmente protegiendo los flancos de la cola y cuyo tamaño va decreciendo posteriormente (Kirkland, 1998; Gaston *et al.*, 2001; Naish y Martill, 2001). El ejemplar CMP-3/971 provendría de la región caudal anterior. En el caso de CMP-3/935, se trataría de un elemento de la zona caudal media, ya que puede reconocerse que la base tendría una longitud mayor o igual a la altura total, a diferencia de las espinas caudales anteriores de *Polacanthus* donde la máxima altura sobrepasa la longitud de la base (Pereda Suberbiola *et al.*, 1999).

CMP-3/747 (Figs. 4.1–2). Se interpreta como una placa crestada izquierda (*“scute”* sensu Blows, 2001). El ejemplar presenta una apariencia general aplanada y una planta subtriangular, con los ángulos redondeados, aunque está ausente una pequeña porción de la parte anterior. La cara dorsal tiene una prominente cresta longitudinal, recta y de sección triangular, que se encuentra desplazada medialmente del eje longitudinal. La altura de la cresta va aumentando y puede estimarse que va desde unos 8 mm en la parte anterior hasta unos 15 mm en el extremo posterior. La superficie presenta unas rugosidades muy ligeras. Los bordes de esta superficie están engrosados y ligeramente levantados. La cara ventral es plana con suaves ondulaciones. Su superficie presenta débiles rugosidades, más intensas en el borde lateral. Toda la superficie tiene una textura fibrosa.

CMP-3/970 (Fig. 4.3–4). Se interpreta como una placa crestada izquierda (*“ossicle”* sensu Blows, 2001). El ejemplar es relativamente plano y tiene una planta subovoide. La cara dorsal tiene una prominente cresta longitudinal recta, de sección triangular y desplazada medialmente del eje longitudinal. La parte más desarrollada de la cresta se sitúa en el extremo posterior, descendiendo en altura progresivamente hasta desaparecer cerca del extremo anterior. La superficie dorsal de la placa presenta ligeras estrías y forámenes. Los bordes lateral y medial están engrosados y tienen rugosidades. La cara ventral es ligeramente convexa en dirección antero posterior y

presenta rugosidades que están más pronunciadas en el borde medial. En el extremo posterior se sitúa una concavidad redondeada justamente debajo de la parte más desarrollada de la cresta dorsal.

CMP-3b/7 (Fig. 4.7–8). Se interpreta como una placa crestada derecha semejante a CMP-3/970 aunque de menor tamaño y relativamente más gruesa. La cara dorsal tiene una cresta longitudinal menos prominente que CMP-3/970, curvada de forma casi paralela al borde lateral. También la parte más desarrollada de la cresta se sitúa en el extremo lateral posterior y disminuye de tamaño progresivamente hasta el extremo lateral anterior. La superficie es parecida a la de CMP-3/970 pero más rugosa y con los bordes más engrosados. La cara ventral es más plana y con menos rugosidades que en la placa anteriormente descrita y no presenta la concavidad posterior.

CMP-3b/8 (Fig. 4.5–6). Es una placa crestada derecha con dos osículos dérmicos fusionados (*“tubercles” sensu Blows, 2001*). La apariencia general es aplanada con el contorno subcircular, aunque sin los osículos tendría un contorno subovoide, como las dos placas anteriores. La cara dorsal presenta las mismas características que las dos placas descritas anteriormente, pero en el borde medial más anterior hay un recrecimiento óseo formado por la fusión a la placa de dos osículos. Estos son dos pequeñas protuberancias irregulares que se elevan dorsalmente. La cresta longitudinal dorsal está curvada aunque en menor grado que en CMP-3b/7. La cara ventral es plana, aunque tiene una suave concavidad central. La línea de sutura con los osículos no es patente.

Según Hulke (1882), las placas crestadas de forma oval corresponden a los osteodermos β (*“keeled scutes”*) en la especie *Polacanthus foxii*. Blows (1987) inicialmente las denominó osículos (*“ossicles”*), presentando varias formas y tamaños y situándolos en el dorso, los flancos y la cola del animal. Pereda Suberbiola (1994), Kirkland (1998) y Blows (2001) las denominaron escudos bajos aquillados (*“low keeled scutes”*), terminología inicialmente usada por Owen (1863), situándolos en filas en el dorso del animal, incluso ornamentando el escudo sacropélvico. En la terminología de Blows (2001) se les denomina *“scutes”*, son ligeramente mayores en tamaño que los *“ossicles”*, con una quilla en forma de tejado (V invertida) y cuyas bases pueden ser ligeramente cóncavas; probablemente se disponían formando filas transversales sobre la región dorsal del cuerpo del animal.

CMP-3/141 (Fig. 4.9–10). Se interpreta como un osículo dérmico. Tiene una forma oval y con bordes redondeados. La cara dorsal es aplanada, pero con una protuberancia o pequeña quilla central también de borde redondeado. La cara

ventral es convexa y muy rugosa, apreciándose en toda su superficie una textura fibrosa.

CMP-3/588 (Fig. 4.11–12). Es un pequeño osículo dérmico crestado. La pieza presenta una apariencia general subcónica con la base convexa. Se trata de un osículo en el que la cresta ocupa casi toda la superficie dorsal de la base. Dicha cresta tiene forma cónica, débilmente comprimida lateralmente y ligeramente alargada anteroposteriormente. El ápice de la cresta está un poco erosionado y se sitúa cercano al extremo posterior.

La base tiene un contorno subcircular y la superficie es convexa y aplanada en la parte central. Un pequeño reborde rugoso lateral delimita la base con la cresta. Toda la superficie del ejemplar presenta pequeñas rugosidades y estrías.

Según Pereda Suberbiola (1994), Kirkland (1998) y Blows (2001), los osículos (*“ossicles”* según Blows, 2001; término originalmente propuesto por Owen, 1863) se situarían en la zona dorsal del cuerpo del animal, desde la región cervical hasta el extremo de la cola, formando un mosaico entre los elementos dérmicos de mayor tamaño, o dispuestos en filas transversales sobre el tronco.

DISCUSIÓN

Los caracteres más conspicuos de los anquilosaurios son el gran desarrollo de la armadura dérmica, con una gran dis-

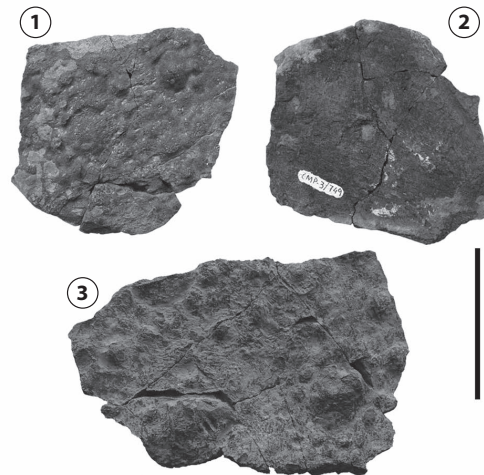


Figura 3. *Polacanthus* sp. 1–2, CMP-3/749, fragmento de escudo sacropélvico en vistas dorsal (1) y ventral (2)/ fragment of sacropelvic shield in dorsal (1) and ventral (2) views; 3, CMP-3b/158, fragmento de escudo sacropélvico en vista dorsal/ fragment of sacropelvic shield in dorsal view. Escala/ Scale bar= 10 cm.

paridad de osteodermos, y la ornamentación craneana (Vickaryous *et al.*, 2004).

Los restos dermatoesqueléticos de anquilosaurio hallados en la Cantera del Mas de la Parreta (Morella) presentan la siguiente combinación de caracteres: (1) espinas presacras comprimidas lateralmente y puntiagudas, (2) espinas caudales subtriangulares de base hueca y estrecha y (3) un escudo sacropélvico formado por la fusión (sin suturas) de protuberancias y tubérculos dérmicos. Estos rasgos son compartidos por varios representantes de anquilosaurios "Polacanthidae", como *Polacanthus*, *Gastonia*, *Hoplitosaurus* Lucas, 1902, *Mymoorapelta* Kirkland and Carpenter, 1994 y *Gargoylesaurus* Carpenter, Miles and Cloward, 1998 (Blows, 1987; Pereda Suberbiola, 1994, Kirkland y Carpenter, 1994;

Kirkland, 1998; Kirkland *et al.*, 1998; Carpenter, 2001; Kilbourne y Carpenter, 2005). De estos taxones, *Polacanthus* es el único con registro en el Cretácico Inferior de Europa; *Gastonia* y *Hoplitosaurus* (un posible sinónimo de *Polacanthus*; Blows, 1987; Pereda Suberbiola, 1994) proceden de niveles del Cretácico Inferior de América del Norte, y *Mymoorapelta* y *Gargoylesaurus* han sido descubiertos en rocas del Jurásico Superior de América del Norte.

Las espinas presacras del ejemplar de Morella (CMP-3/748, 853) son muy similares en forma y tamaño a algunas de las espinas presacras del holotipo de *Polacanthus foxii* (comprése el ejemplar CMP-3/748 de las Figuras 2.1–3 con las espinas L2, L3 y R2 figuradas por Pereda Suberbiola, 1994: lám. 4, figs. 2, 3 y 5; Hulke, 1882: lám. 71, fig. 4; lám. 76, fig. 1). Estas espinas son cónicas, subtriangulares en vista lateral o medial, siendo el borde anterior más largo que el posterior, con una base relativamente ancha y cóncava en sentido longitudinal y un ápice puntiagudo. A diferencia de *Hoplitosaurus*, *Gastonia*, *Mymoorapelta* y *Gargoylesaurus* (Gilmore, 1914; Kirkland, 1998; Kirkland y Carpenter, 1994; Kirkland *et al.*, 1998; Kilbourne y Carpenter, 2005), las espinas de Morella y de *Polacanthus foxii* (con excepción del ejemplar cervicopectoral GM 981.45, tipo de *Vectensia* Delair, 1982) carecen de un surco en el borde posterior. Se diferencian además de las espinas presacras de *Gastonia* en que no muestran surcos radiales en su base (Kirkland, 1998).

Algunas características del ejemplar CMP-3/853, como la prolongación del borde anterior de la quilla dorsal por debajo del borde de la base formando un proceso agudo semejante a un pico, la concavidad situada en la región posteromedial de la base y la sinuosidad de la quilla dorsal, corresponden a las espinas descritas por Blows (1987) como presacras de tipo A de *Polacanthus foxii*. En el ejemplar CMP-3/748, la presencia de una quilla dorsal con las superficies lateral y medial planas, los bordes rectos o ligeramente curvados, la base con los procesos anterolateral y posteromedial prominentes y la ausencia de un gancho basal anterior se corresponden con lo observado en las espinas que Blows (1987) consideró presacras de tipo B de *P. foxii*.

La presencia de un escudo sacropélvico formado por un mosaico de elementos dérmicos fusionados entre sí y que cubre el sinsacro y la cintura pélvica es un carácter que *Polacanthus* (Blows, 1987, 2001; Pereda Suberbiola, 1994, 2006) comparte con *Gastonia* (Kirkland, 1998), *Mymoorapelta* (Kirkland y Carpenter, 1994; Kirkland *et al.*, 1998) y *Gargoylesaurus* (Kilbourne y Carpenter, 2005). En *Polacanthus*, dicho escudo (de aproximadamente 1m² de superficie

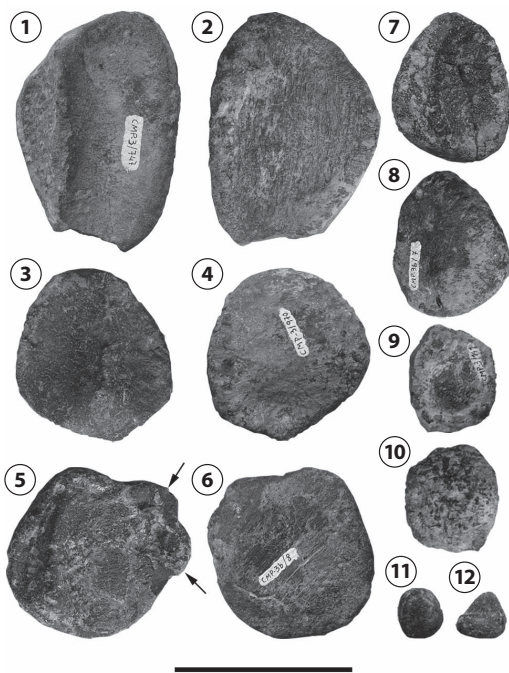


Figura 4. *Polacanthus* sp. 1–2, CMP-3/747, placa crestada izquierda en vistas dorsal (1) y ventral (2)/ left keeled scute in dorsal (1) and ventral (2) views; 3–4, CMP-3/970, placa crestada izquierda en vistas dorsal (3) y ventral (4)/ left keeled scute in dorsal (3) and ventral (4) views; 5–6, CMP-3b/8, placa crestada derecha con dos oscículos fusionados (indicados por flechas negras) en vistas dorsal (5) y ventral (6)/ right keeled scute with two fused ossicles (black arrows) in dorsal (5) and ventral (6) views; 7–8, CMP-3b/7, placa crestada derecha en vistas dorsal (7) y ventral (8) / right keeled scute in dorsal (7) and ventral (8) views; 9–10, CMP-3/141, oscículo dérmico en vistas dorsal (9) y ventral (10)/ keeled ossicle in dorsal (9) and ventral (10) views; 11–12, CMP-3/588, oscículo dérmico en vistas dorsal (11) y lateral (12)/ keeled ossicle in dorsal (11) and lateral (12) views. Escala/ Scale bar = 10 cm.

en BMNH R175) consta de pequeños domos subcirculares y placas ovales carenadas ("bosses"), que se disponen irregularmente formando hileras longitudinales y transversales, rodeados por minúsculos osículos dérmicos de forma poligonal ("tubercles") (Hulke, 1888; Pereda Suberbiola, 1994; Blows, 2001). Los elementos dérmicos individuales ("bosses") están más claramente diferenciados en el escudo de *Polacanthus* que en otros taxones de "Polacanthidae". Estos elementos son proporcionalmente más pequeños y más bajos dorsoventralmente que los observados en el escudo sacropélvico de *Mymoorapelta* (Kirkland y Carpenter, 1994; véase Blows, 2001: figuras 17.5, 17.6). Su distribución simétrica es más ordenada en *Mymoorapelta* que en *Polacanthus*. Por otra parte, los elementos dérmicos de mayor tamaño del escudo de *Polacanthus* no presentan surcos radiales en sus márgenes como en *Gastonia* (Kirkland, 1998).

Los fragmentos del escudo sacropélvico de Morella CMP-3/749 y 3b/158 (Fig. 3.1-3) se componen también de protuberancias carenadas o en forma de domo, relativamente pequeñas y bajas dorsoventralmente, que están separadas entre sí por tubérculos de pequeño tamaño, como en *Polacanthus*. En los ejemplares de Morella, el escudo sacropélvico es más grueso (15-20 mm) que en el holotipo de *Polacanthus foxii* (BMNH R175: 10-12 mm) o en otros ejemplares de la misma especie descubiertos en Inglaterra (BMNH R9293: 8 mm, BMNH R1926: 13 mm; Pereda Suberbiola, 1994). El mayor espesor del escudo sacropélvico podría ser un artefacto tafonómico, deberse a cambios ontogenéticos, si el ejemplar de Morella correspondiese a un individuo de mayor tamaño, o ser simplemente el resultado de una variación intraespecífica.

No es posible comparar los restos dérmicos de Mas de la Parreta con los fósiles de *Polacanthus rudgwickensis* Blows, 1996 en el Barremiano del Condado de Sussex, ya que no existen elementos homólogos.

Por todas estas razones y en tanto no se descubran nuevos restos diagnósticos, el material de Morella se puede asignar a *Polacanthus* sp.. Teniendo en cuenta la edad del yacimiento castellonense (Aptiano inferior), esta atribución es coherente con la distribución conocida de *Polacanthus* en las formaciones de Inglaterra (Barremiano-Aptiano).

El taxón *Polacanthus* está representado por varios esqueletos parciales y numerosos restos aislados, en su mayoría pertenecientes al esqueleto postcraneano (Blows, 1987; Pereda Suberbiola, 1994; Naish y Martill, 2001). Muchos de los restos fósiles de *Polacanthus* proceden de yacimientos costeros de las Facies Weald (Cretácico Inferior) de la Isla de Wight (Inglaterra).

Fue allí donde se hallaron los primeros restos dérmicos de este taxón en 1843 y donde se descubrió el holotipo (BMNH R175) de la especie *Polacanthus foxii* Owen, 1865 (Anónimo, 1865b). Este material, que consiste en un esqueleto parcial (vértebras, costillas, huesos de la cintura pélvica y miembro posterior, asociados a elementos de la coraza) fue descrito por Hulke (1882, 1888) y revisado por Nopcsa (1905). Un segundo esqueleto parcial de *P. foxii* se descubrió desarticulado en 1979 en una playa de la Isla de Wight (Blows, 1987). Consiste en varios fragmentos de cráneo, vértebras, costillas, tendones osificados, huesos de la cintura pélvica y elementos del esqueleto dérmico (BMNH R9293). Otros restos fósiles descubiertos de manera esporádica en el Cretácico Inferior de Inglaterra han sido asignados a *Polacanthus* (Lydekker, 1891; Blows, 1987; Pereda Suberbiola, 1994, 2006; Norman y Faiers, 1996; Naish y Martill, 2001). En 1996, Blows describió una segunda especie de *Polacanthus*, *P. rudgwickensis*, basándose en restos vertebrales, huesos de la cintura escapular y de los miembros, y osteodermos (HORSM 1988.1546) hallados en una cantera de Sussex (Inglaterra). Según Blows (1996, 1998), *P. rudgwickensis* es una especie de mayor tamaño que *P. foxii* y presenta diferencias vertebrales, apendiculares y dermatoesqueléticas. Un tercer esqueleto parcial de *Polacanthus*, descubierto en 1993, está expuesto en una tienda de fósiles de la Isla de Wight, pero no ha podido ser estudiado hasta la fecha (Naish y Martill, 2001).

El estatus taxonómico de los "Polacanthidae" es objeto de controversia (Pereda Suberbiola, 2006). Kirkland (1998) y Carpenter (2001) defendieron su validez, mientras que Vickaryous *et al.* (2001) y Hill *et al.* (2003) consideraron que se trata de un grupo parafilético de anquilosaurios. En una reciente revisión de los Ankylosauria, Vickaryous *et al.* (2004) interpretaron que *Gargoyleosaurus* y *Gastonia* son miembros basales de los Ankylosauridae, clasificando a *Polacanthus*, *Hoplitosaurus* y *Mymoorapelta* entre los Ankylosauria *incertae sedis*.

CONCLUSIONES

Aunque ya se conocían con anterioridad algunos escasos restos, poco diagnósticos, de tireóforos anquilosaurios en la Formación Arcillas de Morella, en el presente trabajo se han descrito y analizado una serie de elementos dermatoesqueléticos que han permitido una asignación más precisa.

La presencia de espinas presacras comprimidas lateralmente y puntiagudas, espinas caudales subtriangulares de base hueca y estrecha y un escudo sacropélvico formado por protuberancias y tubérculos dérmicos fusionados permiten

encuadrar los elementos osteodérmicos morellanos en el grupo de "Polacanthidae", un clado en discusión actualmente, pero en el que se pueden incluir formas como *Polacanthus*, *Gastonia*, *Hoplosaurus*, *Myrmorapelta* y *Gargoyleosaurus*.

La ausencia de un surco en el borde posterior de las espinas presacras y la morfología del escudo sacropélvico en el que las protuberancias carenadas o en forma de domo son relativamente pequeñas y bajas dorsoventralmente permiten atribuir los materiales morellanos a *Polacanthus*, diferenciándolos del resto de los "polacántidos". *Polacanthus* es un taxón descrito inicialmente en las Facies Weald del Cretácico Inferior inglés, habiéndose definido dos especies distintas, *P. foxii* y *P. rudgwickensis*. La ausencia de criterios para asignar los ejemplares morellanos a una de ellas aconseja su clasificación como *Polacanthus* sp.

El registro fósil morellano de *Polacanthus* constituye el conjunto más completo de la armadura dérmica de este taxón fuera del Reino Unido. La reafirmación de la presencia de *Polacanthus*, junto con otros dinosaurios, en la Formación Arcillas de Morella viene a confirmar las grandes similitudes de las faunas dinosaurianas del Reino Unido y la Península Ibérica durante el intervalo Barremiano-Aptiano.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen las correcciones de los revisores F. Novas y J. Calvo que han mejorado notablemente el texto original. La actividad de control paleontológico en la Cantera del Mas de la Parreta está regulada por la Conselleria de Cultura, Educación y Deporte de la Generalitat Valenciana a través de la Dirección General de Patrimonio Cultural Valenciano y corre a cargo de la Empresa Vega del Moll, S.A., adjudicataria de la explotación de la arcilla para uso cerámico. Todos los ejemplares han sido provisionalmente adscritos a los fondos del Museo de la Valltorta (Tírig, Castellón), perteneciente a la red de museos de la Conselleria de Cultura, Educación y Deporte de la Generalitat Valenciana. X.P.S. agradece al Ministerio de Educación y Cultura (Ciencia y Tecnología) la concesión de una ayuda del Programa Ramón y Cajal para desarrollar un proyecto de investigación en la Universidad del País Vasco/EHU (Bilbao). Su trabajo es una contribución a los proyectos CGL2004-02338/BTE y CGL2007-64061/BTE y al grupo de investigación del Gobierno Vasco GIC07/14-361.

BIBLIOGRAFÍA

- Agassiz, L. J. R. 1832. Untersuchungen über die fossilen Fische der Lias-Formation. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrofaktikenkunde* 3: 139–149.
- Anónimo 1865a. Fossil reptiles from the Wealden of Isle of Wight. *Geological Magazine* 2: 43. [reimpreso de *The Athenaeum* 2: 186 (5 agosto 1865)].
- Anónimo 1865b. A new Wealden dragon. Order Sauria; family, Dinosaurian; genus, *Polacanthus*; Species, *foxii*. *The Illustrated London News* 47: 270 (16 septiembre 1865).
- Bayle, E. 1878. Fósiles principaux des Terrains de la France II. In: *Explication de la Carte géologique de la France, Tome 4, Atlas*. Imprimerie Nationale, Paris, láminas 1–158.

- Blows, W.T. 1987. The armoured dinosaur *Polacanthus foxii* from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight. *Palaentology* 30: 557–580.
- Blows, W.T. 1996. A new species of *Polacanthus* (Ornithischia; Ankylosauria) from the Lower Cretaceous of Sussex, England. *Geological Magazine* 133: 671–682.
- Blows, W.T. 1998. A review of Lower and Middle Cretaceous dinosaurs of England. En: S.G. Lucas, J.-I. Kirkland y J.W. Estep (Eds.), *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. *New Mexico Museum and Natural History Science Bulletin* 14: 29–38.
- Blows, W.T. 2001. Dermal Armour of the Polacanthine Dinosaurs. En: K. Carpenter (Ed.), *The armored dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, p. 363–385.
- Boulenger, G.A. 1881. Sur l'arc pelvien chez les dinosaures de Bernissart. *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3^{ème} série 1: 600–608.
- Canérot, J. 1974. [Recherches géologiques aux confins des chaînes ibérique et catalane (Espagne)]. These doctorale, Université de Toulouse. ENADIM-SA 5: 517 p. inédita].
- Canérot, J., Cuny, P., Pardo, G., Salas, R. y Villena, J. 1982. Ibérica Central-Maestrazgo. *El Cretácico de España*. Universidad Complutense, Madrid, p. 273–344.
- Canudo, J.I., Gasulla, J.M., Ortega, F. y Ruiz-Omeñaca, J.I. 2004. Presencia de Baryonichinae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Laurasia: Cantera Mas de la Parreta, Formación Arcillas de Morella (Morella, Castellón). En: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (Ed.), *Actas de las 3ª Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su entorno* (Burgos), p. 32–34.
- Canudo, J.I., Gasulla, J.M., Gómez-Fernández, D., Ortega, F., Sanz, J.L. y Yagüe, P. 2008. Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España). *Ameghiniana* 45: 649–662.
- Carpenter, K. 1997. Ankylosaurs. En: J.O. Farlow y M.K. Brett-Surman (Eds.), *The Complete Dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, p. 307–316.
- Carpenter, K. 2001. Phylogenetic analysis of the Ankylosauria. En: K. Carpenter (Ed.), *The armored dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, p. 455–483.
- Carpenter, K. y Kirkland, J.I. 1998. Review of Lower and Middle Cretaceous ankylosaurs from North America. En: S.G. Lucas, J.-I. Kirkland y J.W. Estep (Eds.), *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. *New Mexico Museum and Natural History Science Bulletin* 14: 249–270.
- Carpenter, K., Miles, C.A. y Cloward, K. 1998. Skull of a Jurassic ankylosaur (Dinosauria). *Nature* 393: 782–783.
- Delair, J.B. 1982. Notes on an armoured dinosaur from Barnes High, Isle of Wight. *Proceedings of the Isle Wight Natural History and Archaeological Society* 7: 297–302.
- Dollo, L. 1883. Première note sur les Crocodiliens de Bernissart. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 2: 309–338.
- Ferrer, O. y Gibert, J.M. de. 2005. Presencia de *Teredolites* en la Formación Arcillas de Morella (Cretácico Inferior, Castellón). *Revista Española de Paleontología, Número Extraordinario* 10: 39–47.
- Gámez, D., Paciotti, P., Colombo, F. y Salas, R. 2003. La Formación Arcillas de Morella (Aptiense inferior), Cadena Ibérica oriental (España): caracterización sedimentológica. *Geogaceta* 34: 191–194.
- Gaston, R.W., Schellenbach, J. y Kirkland, J.I. 2001. Mounted Skeleton of the Polacanthine Ankylosaur *Gastonia burgei*. En: K. Carpenter (Ed.), *The armored dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington e Indianapolis, p. 386–398.
- Gasulla, J.M. 2005. Los dinosaurios de Morella: Historia de su investigación. *Revista Española de Paleontología, Número Extraordinario* 10: 29–38.

- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pereda-Suberbiola, X. y Sanz, J.L. 2003. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* (Cretácico Inferior, Morella, Castellón, España). En: M.V. Pardo Alonso y R. Gozalo (Eds.), *Libro de resúmenes de las 19ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (Morella), p. 83.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Escaso, F. y Sanz, J.L. 2006. Diversidad de terópodos del Cretácico Inferior (Fm. Arcillas de Morella, Aptiense) en los yacimientos del Mas de la Parreta (Morella, Castellón). E. Fernandez-Martinez (Ed.), *Libro de resúmenes de las 22ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (León), p. 117–118.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Ortega, F. y Escaso, F. 2007. *Iguanodon bernissartensis* (Ornithopoda) del yacimiento CMP-5 (Cantera Mas de la Parreta, Morella, Castellón) de la Formación Morella (Aptiense inferior, Cretácico Inferior). En: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (Ed.), *Actas de las 4ª Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su entorno* (Burgos), p. 65–67.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Escaso, F. y Yagüe, P. 2008. Elementos de la cintura pélvica de dinosaurios saurópodos Titanosauriformes del Cretácico Inferior (Aptiense inferior) de Morella (Castellón). En: J.I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela y J.C. García-Ramos (Eds.), *Libro de resúmenes de las 24ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (Colunga), p. 129–130.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Ortega, F. y Escaso, F. 2009a. *Iguanodon bernissartensis* from the Early Aptian of Morella (Castellón, Spain). *Extraordinary Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists (EVAP) "Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: New Perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems"* (Bruselas), Abstracts, p. 44.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pérez García, A., Sanz, J.L. y Escaso, F. 2009b. Vertebrates from the Arcillas de Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain. *10ª Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biotas* (Teruel), Abstracts, p. 169–170.
- Gilmore, C.W. 1914. Osteology of the armored Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genus *Stegosaurus*. *Bulletin of the United States National Museum* 89: 1–143.
- Hahne, C. 1930. Investigaciones estratigráficas y tectónicas en las provincias de Teruel, Castellón y Tarragona (traducción de San Miguel de la Cámara). *Publicaciones Alemanas sobre Geología de España, Volumen 2*: 51–97.
- Hill, R.V., Witmer, L.M. y Norell, M.A. 2003. A new specimen of *Pinacosaurus grangeri* (Dinosauria: Ornithischia) from the Late Cretaceous of Mongolia: Ontogeny and phylogeny of ankylosaurs. *American Museum Novitates* 3395: 1–29.
- Holtz, T.R.Jr., Chapman, R.E. y Lamanna, M.C. 2004. Mesozoic biogeography of Dinosauria. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria, 2ª edición*. University of California Press, Berkeley, p. 627–642.
- Hulke, J.W. 1882. *Polacanthus foxii*, a large undescribed dinosaur from the Wealden Formation in the Isle of Wight. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 172: 653–662.
- Hulke, J.W. 1888. Supplemental note on *Polacanthus Foxii*, describing the dorsal shield and some parts of the endoskeleton, imperfectly known in 1881. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 178: 169–172.
- Huxley, T.H. 1869. On *Hypsilophodon*, a new genus of Dinosauria. *Abstracts and Proceedings of the Geological Society of London* 204: 3–4.
- Kilbourne, B. y Carpenter, K. 2005. Redescription of *Gargoyleosaurus parkpini*, a polacanthid ankylosaur from the Upper Jurassic of Albany County, Wyoming. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 237: 111–160.
- Kirkland, J.I. 1998. A polacanthine ankylosaur (Ornithischia: Dinosauria) from the Early Cretaceous (Barremian) of eastern Utah. En: S.G. Lucas, J.I. Kirkland y J.W. Estep (Eds.), *Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. New Mexico Museum and Natural History Science Bulletin 14: 271–281.
- Kirkland, J.I. y Carpenter, K. 1994. North America's first pre-Cretaceous ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Jurassic Morrison Formation of western Colorado. *Brigham Young University Geological Studies* 40: 25–42.
- Kirkland, J.I., Carpenter, K., Hunt, A.P. y Scheetz, R.D. 1998. Ankylosaur (Dinosauria) specimens from the Upper Jurassic Morrison Formation. *Modern Geology* 23: 145–177.
- Leymerie, M.A. 1842. Suite de mémoire sur le terrain Crétacé du département de l'Aube. *Mémoires de la Société Géologique de France* 4: 291–364.
- Lucas, F.A. 1902. A new generic name for *Stegosaurus marshi*. *Science* 16: 435.
- Lydekker, R. 1891. On part of the pelvis of *Polacanthus*. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 48: 148–149.
- Mantell, G. A. 1825. Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate forest, in Sussex. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 115: 179–186.
- Martín-Closas, C. y Gómez, B. 2003. El género *Frenelopsis* en el Cretácico inferior ibérico. En: M.V. Pardo Alonso y R. Gozalo (Eds.), *Libro de resúmenes de las 19ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (Morella), p. 20–21.
- Naish, D. y Martill, D.M. 2001. Armoured dinosaurs: Thyreophorans. En: D.M. Martill y D. Naish (Eds.), *Dinosaurs of the Isle of Wight. The Palaeontological Association, Field Guide to Fossils* 10: 147–184.
- Nopcsa, F. 1905. Notes on British dinosaurs. Part 2: *Polacanthus*. *Geological Magazine* 2: 241–250.
- Nopcsa, F. 1928. Palaeontological notes on Reptiles. *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica* 1: 1–75.
- Norman, D.B. y Faiers, T. 1996. On the first partial skull of an ankylosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, southern England. *Geological Magazine* 133: 299–310.
- Owen, R. 1841. On British fossil reptiles. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 11: 60–204.
- Owen, R. 1863. Monograph of a fossil dinosaur (*Scelidosaurus harrisonii* Owen) of the Lower Lias. *Palaeontographical Society Monograph, British Fossil Reptilia of the Liassic Formation, part 2*, p. 1–26.
- Owen, R. 1879. On the association of dwarf crocodiles (*Nannosuchus* and *Theriosuchus pusillus*, e.g.) with the diminutive mammals of the Purbeck Shales. *Quarterly Journal of the Geological Society* 35: 148–155.
- Ortega, F., Escaso, F., Gasulla, J.M., Dantas, P. y Sanz, J.L. 2006. Dinosaurios de la Península Ibérica. *Estudios Geológicos* 62: 219–240.
- Ortega, F., Murelaga, X., Gasulla, J.M., García-Oliva, M., Escaso, F. y Yagüe, P. 2006. Primeros restos de la tortuga *Helochelydra* (Solemydidae) en el Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella. En: E. Fernández-Martínez (Ed.), *Libro de resúmenes de las 22ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (León), p. 154.
- Paul, G.S. 2006. Turning the old into the new: a separate genus for the gracile iguanodont from the Wealden of England. En: K. Carpenter (Ed.), *Horns and Beaks: Ceratopsian and Ornithomimid Dinosauria*. Indiana University Press, Bloomington, p. 69–77.
- Pereda Suberbiola, X. 1994. *Polacanthus* (Ornithischia, Ankylosauria), a transatlantic armoured dinosaur from the Early Cretaceous of Europe and North America. *Palaeontographica Abteilung A* 232: 133–159.
- Pereda Suberbiola, X. 2006. El dinosaurio acorazado *Polacanthus* del Cretácico Inferior de Europa y el estatus de los Polacanthidae (Ankylosauria). En: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (Ed.), *Actas de las 3ª Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su entorno* (Burgos), p. 85–104.
- Pereda Suberbiola, X., Meijide, M., Torcida, F., Welle, J., Fuentes, C., Izquierdo, L.A., Montero, D., Pérez, G. y Urién, V. 1999. Espinas dérmicas del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* en las Facies Weald de Salas de los Infantes (Burgos, España). *Estudios geológicos* 55: 267–272.

GASULLA ET AL.: POLACANTHUS DEL CRETÁCICO INFERIOR DE MORELLA

- Pereda Suberbiola, X., Fuentes, C., Meijide, M., Meijide-Fuentes, F. y Meijide-Fuentes, M., Jr. 2007. New remains of the ankylosaurian dinosaur *Polacanthus* from the Lower Cretaceous of Soria, Spain. *Cretaceous Research* 28: 583–596.
- Pérez García, A., Murelaga, X. y Gasulla, J.M. 2008. Una nueva tortuga (Chelonii, Eucryptodira) del Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella (Castellón). En: J.I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela y J.C. García-Ramos (Eds.), *Libro de resúmenes de las 24ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología* (Colunga), p. 175–176.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. 2001. Dinosaurios hipsilofodóntidos (Ornithischia: Ornithopoda) en la Península Ibérica. En: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (Ed.), *Actas de las 1ª Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno* (Burgos), p. 175–266.
- Salas, R., Colombo, F., Gámez, D., Gómez, B., Gasulla, J.M., Martín-Closas, C., Moratalla, J., Panciotti, P., Querol, X. y Solé de Porta, N. 2003. *Guía de la Excursión. 19ª Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Sociedad Española de Paleontología* (Morella), 31 p.
- Santafé, J.V., Calzada, S. y Casanovas, M.L. 1982. Geología. En: J.V. Santafé, M.L. Casanovas, J.L. Sanz, J.L. y S. Calzada (Eds.), *Geología y Paleontología (Dinosaurios) de las Capas rojas de Morella (Castellón, España)*. Diputación Provincial de Castellón y Diputación de Barcelona, p. 9–68.
- Santos-Cubedo, A., Santisteban, C. de y Galobart, A. 2009. New dinosaur findings from Arcillas de Morella Formation (Spain). *Extraordinary Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists (EVAP)* "Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: New Perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems" (Bruselas), Abstracts, p. 87.
- Sanz, J.L., Casanovas, M.L. y Santafé, J.V. 1982. Paleontología. En: J.V. Santafé, M.L. Casanovas, J.L. Sanz, J.L. y S. Calzada (Eds.), *Geología y Paleontología (Dinosaurios) de las Capas rojas de Morella (Castellón, España)*. Diputación Provincial de Castellón y Diputación de Barcelona, p. 69–169.
- Sanz, J.L., Santafé, J.V. y Casanovas, L. 1983. Wealden ornithopod dinosaur *Hypsilophodon* from the Capas Rojas Formation (lower Aptian, Lower Cretaceous) of Morella, Castellón, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 3: 39–42.
- Sastre García, A. 2007. Caracterización de morfotipos dentarios de cocodrilos en el Cretácico Inferior de Morella (Castellón). En: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (Ed.), *Actas de las 4ª Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su entorno* (Burgos), p. 103–105.
- Schenck, A. 1869. Beiträge zur Flora der Vorwelt. III. Die fossilen Pflanzen der Wernsdorfer Schichten in den Nordkarpathen. *Palaeontographica* 91: 1–34.
- Vickaryous, M.K., Russell, A.P., Currie, P.J. y Zhao, X.-J. 2001. A new ankylosaurid (Dinosauria: Ankylosauria) from the Lower Cretaceous of China, with comments on ankylosaurian relationships. *Canadian Journal of Earth Sciences* 38: 1767–1780.
- Vickaryous, M.K., Maryanska, T. y Weishampel, D.B. 2004. Ankylosauria. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria, 2nd edition*. University of California Press, Berkeley, p. 363–392.
- Vilanova y Piera, J. 1872. *Compendio de Geología*. Imprenta de Alejandro Gómez Fuentenebro, Madrid, 588 p.
- Vilanova y Piera, J. 1873. Sesión del 5 de febrero de 1873. *Acta de la Sociedad Española de Historia Natural* 2: 8.
- Weishampel, D.B., Barrett, P.M., Coria, R.A., Le Loeuff, J., Xing, X., Xijin, Z., Sahni, A., Goman, E.M.P. y Noto C.R. 2004. Dinosaur Distribution. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria, 2nd edition*. University of California Press, Berkeley, p. 335–342.
- Yagüe, P., Ortega, E., Noé, L., Gasulla, J.M. y García, M.D. 2003. Reptiles marinos (Plesiosauria) del Aptiense inferior de Morella (Castellón). *Ciencias de la Tierra* 26: 399–404.

doi: 10.5710/AMGH.v48i4(276)

Recibido: 19 de octubre de 2009

Aceptado: 2 de marzo de 2011

4.4. ORNITHOPODA

En este apartado se realizará una descripción del nuevo material de dinosaurios ornitópodos procedente de los yacimientos CMP-00, CMP-3, CMP-3b, CMP-3c, CMP-5, CMP-6, CMP-8, CMP-9, CMP-10, CMP-11, CMP-MS-0, CMP-MS-01 y CMP-MS-02, en el que se incluyen las comparaciones necesarias con los taxones de Ornithopoda. El material estudiado es el siguiente: CMP-00/1; CMP-3/119; CMP-3b/190, 204; CMP-3c/291; CMP-5/01, 02, 03, 04, 08, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 23, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 38, 48, 49, 51, 52, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 63, 64, 66, 69, 70, 79, 95, 96, 97, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 143, 142, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154; CMP-6/1, 2, 3, 4, 12, 15; CMP-8/1, 2, 3, 4; CMP-9/3, 6, 9, 16, 28, 33, 34, 39, 92, 93, 94, 95, 67; CMP-10/01, 02, 03, 04, 05, 06, 07, 08, 09, 10; CMP-11/1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15; CMP-MS-0/22, 24, 25, 30, 31; CMP-MS-01/167; CMP-MS-02/03, 04, 05, 06, 14, 16, 17, 18, 19, 22, 23, 30, 31, 32, 33.

4.4.1. ANTECEDENTES. APROXIMACIÓN A LOS ORNITÓPODOS DE LA FORMACIÓN ARCILLAS DE MORELLA

El registro fósil más abundante de los yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta, por extensión de la Formación Arcillas de Morella, tanto en el área de la localidad de Morella como del resto de la comarca de Els Ports pertenece a restos osteológicos de representantes del grupo de los dinosaurios ornitópodos.

Dentro de este amplio grupo de dinosaurios fitófagos, los restos identificados en la Formación Arcillas de Morella están relacionados, por un lado con formas basales y de pequeño tamaño, y por otro, y de forma más significativa, con ornitópodos estiracosternos de tamaño medio a grande.

En relación con el primer grupo de formas basales, la presencia de *Hypsilophodon* en la Formación Arcillas de Morella ha sido citada por varios autores (Sanz *et al.*, 1983; Ruiz-Omeñaca, 2001). Más recientemente se han relacionado una serie de restos procedentes del yacimiento del Mas del Dolço con formas cercanas a este taxón (Santos *et al.*, 2009).

Los ornitópodos estiracosternos están representados en la Península Ibérica por varios taxones (Sanz *et al.*, 1982; Ruiz-Omeñaca, 2011; McDonald *et al.*, 2012; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2012; Llandres *et al.*, 2013; Gasulla *et al.*, 2014; Gasca *et al.*, 2015; Verdú *et al.*, 2015), de los cuales, dos se han identificado en la Formación Arcillas de Morella: *Iguanodon bernissartensis* y *Mantellisaurus atherfieldensis* (Vilanova y Piera, 1873; Royo y Gómez, 1926; Sanz *et al.*, 1982; Gasulla *et al.*, 2009, 2010, 2012, 2014).

El ornitópodo más abundantemente representado en la mayoría de los yacimientos de Morella es *Iguanodon*, del que se han recogido una gran cantidad de piezas aisladas y diversas carcasas más o menos completas que prácticamente abarcan toda su estructura esquelética. El reconocimiento de la presencia de restos de *Iguanodon* en el área de Morella se remonta a las primeras referencias de dinosaurios en España (Vilanova, 1873; Royo, 1926). Las características de muchos materiales hallados, asignables a *Iguanodon*, coinciden básicamente con las de la especie *Iguanodon bernissartensis* Boulenger in Van Beneden, 1881, aunque, en su momento, se planteó la posibilidad de que algunos caracteres podrían permitir identificar en Morella una población diferenciada de las del resto de Europa (Sanz *et al.*, 1982). Los yacimientos clásicos más significativos de este ornitópodo corresponden a la zona de El Beltrán y la zona del Mas de Romeu y permitieron en su momento su estudio pormenorizado (Sanz *et al.*, 1982). Otros restos asignados a *Iguanodon* procedente de los yacimientos del Povet y Ana (Ruiz-Omeñaca y Santos-Cubedo, 1998; Suñer *et al.*, 2008; Santos-Cubedo *et al.*, 2009).

4.4.2. ORNITÓPODOS DE LA CANTERA DEL MAS DE LA PARRETA

Sistemática paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842
 ORNITHISCHIA Seeley, 1887
 ORNITHOPODA Marsh, 1881
 Ornithopoda indet.

Material

CMP-3c/291 Vértebra caudal

Descripción

CMP-3c/291 (Fig. 4.9) es un elemento que se corresponde una vértebra caudal anterior anficélica con una concavidad ventral pronunciada debido a las facetas de articulación con los chevrones. Los procesos transversos son grandes y se sitúan por debajo de la sutura neurocentral. Las zigapófisis son grandes e inclinadas en un ángulo de unos 45°.

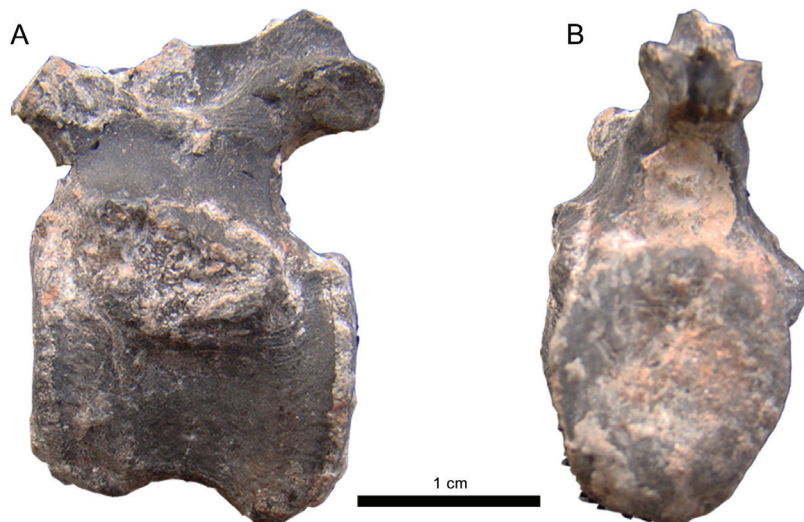


Figura 4.9. Dinosaurios ornitópodos. Ornithopoda indet. CMP-3c/291 vértebra caudal anterior. A: vista lateral. B: vista posterior.

Discusión

Todas las características anteriormente expuestas se corresponden a las que presentan las vértebras caudales de la región anterior en los euornitópodos basales (Norman *et al.*, 2004). La ligera inclinación del centro vertebral coincide con las primeras vértebras caudales del ejemplar NHMUK R193 de *Hypsilophodon foxii* descrito y figurado por Galton (1974: fig. 30), así como a la que presentan las vértebras caudales anteriores de *Gideonmantellia amosanjuanae* del Barremiense de Galve (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2012). Debido a la ausencia de caracteres diagnósticos y a la semejanza con otras vértebras caudales de formas basales de ornitópodos presentes en el Cretácico Inferior europeo es aconsejable considerar a CMP-3c/291 como perteneciente a una forma indeterminada de Ornithopoda.

IGUANODONTIA Dollo, 1888
 ANKYLOPOLLEXIA Sereno, 1986
 STYRACOSTERNA Sereno, 1986
 Styracosterna indet.

Material

CMP-00/1 fémur izquierdo, CMP-3/1 19 falange ungueal, CMP-8/1 vértebra dorsal, CMP-8/2, 3 y 4 vértebras caudales, CMP-10/01 vértebra dorsal, CMP-10/02 arco neural de vértebra caudal, CMP-10/03 fragmento de chevron, CMP-10/04, 05, 06, 07, 08 y 09 fragmentos de costillas dorsales, CMP-10/10 diente maxilar izquierdo, CMP-MS-0/22 vértebra caudal anterior, CMP-MS-0/24 y 25 fragmentos de costilla dorsal, CMP-MS-0/30 y 31 fragmentos de espinas neurales de vértebras, CMP-MS-02/32 arco vertebral de vértebra dorsal, CMP-MS-02/19, 22, 23 y 30 arcos vertebrales de vértebras caudales, CMP-MS-02/04 centro vertebral, CMP-MS-02/16, 17 y 18 fragmentos de procesos transversos de vértebras, CMP-MS-02/03, 05 y 06 centros vertebrales caudales, CMP-MS-02/14 costilla cervical izquierda y CMP-MS-02/33 chevron.

Descripción

CMP-00/1 (Fig.4.10) es un elemento que se interpreta como un fémur izquierdo que se encuentra ligeramente curvado en vista anteroposterior y es recto en vista lateromedial. Está fuertemente comprimido anteroposteriormente en toda su longitud, con un aplastamiento fosildiagenético significativo de la diáfisis femoral. Estas compresiones determinan que las superficies anterior y posterior sean muy anchas y que la sección de la diáfisis tenga una morfología subelíptica. La cabeza femoral de aspecto globoso aunque comprimida anteroposteriormente está separada del trocánter mayor por una superficie cóncava. Forma un ángulo de más de 100° con el eje diafisario.

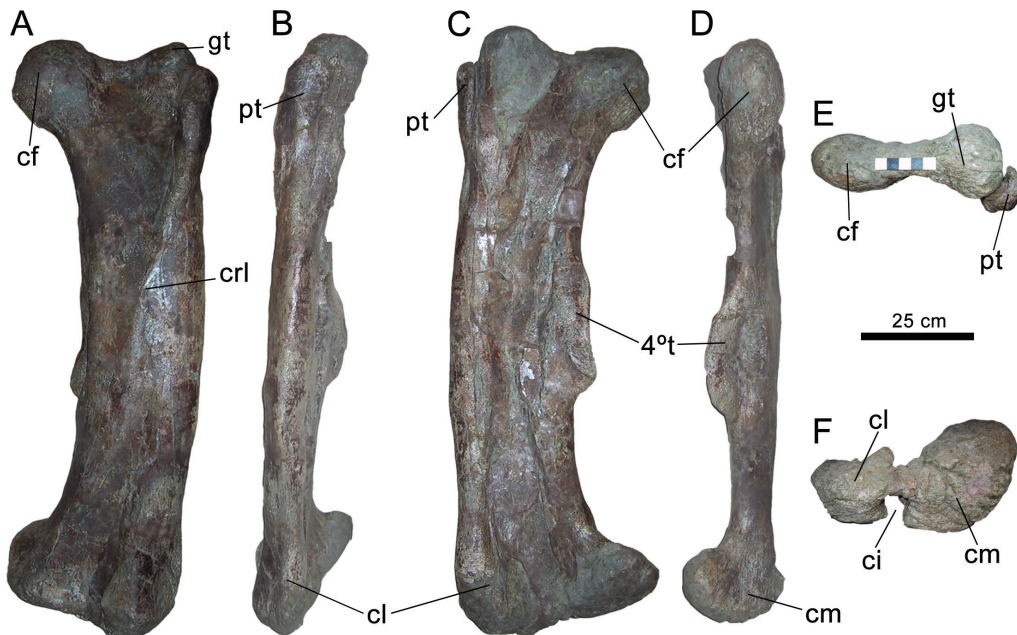


Figura 4.10. Dinosaurios ornitópodos. *Styracosterna* indet. Yacimiento CMP-I. A-F: CMP-00/1 fémur izquierdo en vistas anterior, lateral, posterior, medial, dorsal y ventral.

El trocánter mayor está incompleto pero su superficie proximal está más elevada que la cabeza femoral. El trocánter menor está situado anterolateralmente, por debajo de la superficie proximal del trocánter mayor. Está claramente diferenciado y proximalmente separado de la diáfisis femoral, formando un proceso alargado en sentido distal, comprimido lateromedialmente y con el contorno proximal redondeado. Desde su base se desarrolla distalmente una significativa cresta redondeada que cruza oblicuamente toda la diáfisis del fémur hasta llegar al cóndilo medial. El cuarto trocánter aparece en una posición postero-medial. Se trata de una cresta muy desarrollada de aspecto subtrapezoidal, alargada y curvada longitudinalmente. Medialmente y en la base del cuarto trocánter está presente una depresión longitudinal rugosa. La región distal presenta un cóndilo medial muy desarrollado, masivo, con una fuerte convexidad y de forma ovoidal. Aunque el cóndilo lateral está incompleto parece claramente menos desarrollado, aunque se extiende más distalmente que el cóndilo medial. El canal intercondilar es profundo, casi cerrado y de sección subcircular. Anteriormente, los cóndilos no llegan a unirse pero están muy juntos. Las superficies de los dos cóndilos presentan unas rugosidades muy marcadas.

CMP-3/119 (Fig. 4.11 E-G) es un elemento que se interpreta como una falange ungueal del dedo II del pie izquierdo. La falange también presenta la misma morfología que la descrita y figurada por Norman (1986, fig. 65) para el dedo II del pie. Esta falange es de morfología alargada y truncada distalmente. Lateralmente se observa que el borde dorsal de la falange está arqueado mientras que el borde ventral es ligeramente cóncavo. Tanto en la superficie lateral como en la medial está presente un surco ligamentario profundo que se origina en el tercio proximal de la falange y se extiende hasta su punta.

CMP-8/1 (Fig. 4.12 A-C) es un elemento que se interpreta como un centro vertebral dorsal que preserva parte del arco vertebral. Este elemento presenta cierto desplazamiento lateral y algunas fracturas. El centro vertebral es platicélico y de superficies redondeadas. Las superficies laterales poseen una compresión central. Hay una quilla ventral central poco marcada. En el arco vertebral se conserva el canal neural, que es pequeño, y las prezigapófisis. La posición de estas últimas es oblicua y de superficies ovaladas. Entre ambas se identifica el comienzo de la espina neural.

CMP-8/2 (Fig. 4.12 D-F) es un elemento se interpreta como el centro vertebral de una vértebra caudal anterior con uno de los procesos transversos. El centro vertebral tiene un ligero desplazamiento lateral. Las dos superficies articulares son cóncavas y en la zona ventral se aprecian las facetas de articulación con los chevrones. Preserva el proceso transversal izquierdo que es relativamente corto, ancho anteroposteriormente y delgado dorsoventralmente y con el borde distal redondeado y rugoso. El proceso transversal derecho está roto en su base, al igual que el arco vertebral.

CMP-8/3 (Fig. 4.12 G) es un elemento que se interpreta como un fragmento del centro vertebral de una vértebra caudal anterior. En este fragmento solamente se conserva la parte ventral del centro vertebral. La superficie articular posterior es ligeramente cóncava y en su parte ventral se distingue la faceta de articulación hemal. En la superficie articular anterior se distingue una protuberancia central y no se aprecia la faceta de articulación hemal. Estas dos características indicarían que esta vértebra podría corresponder a la primera o segunda caudal.

CMP-8/4 (Fig. 4.12 H) es un elemento que también se interpreta como el centro vertebral de una vértebra caudal anterior. También presenta un ligero desplazamiento lateral y se encuentra fracturada a la altura de la sutura neurocentral. La superficie articular anterior es redondeada con una ligera faceta ventral de articulación hemal. Esta superficie articular es cóncava irregularmente con una cierta convexidad central. La superficie articular posterior es de forma trapezoidal, más ancha que alta y con la presencia ventral de la faceta de articulación. Su superficie es cóncava, mucho más marcada hacia la parte dorsal.

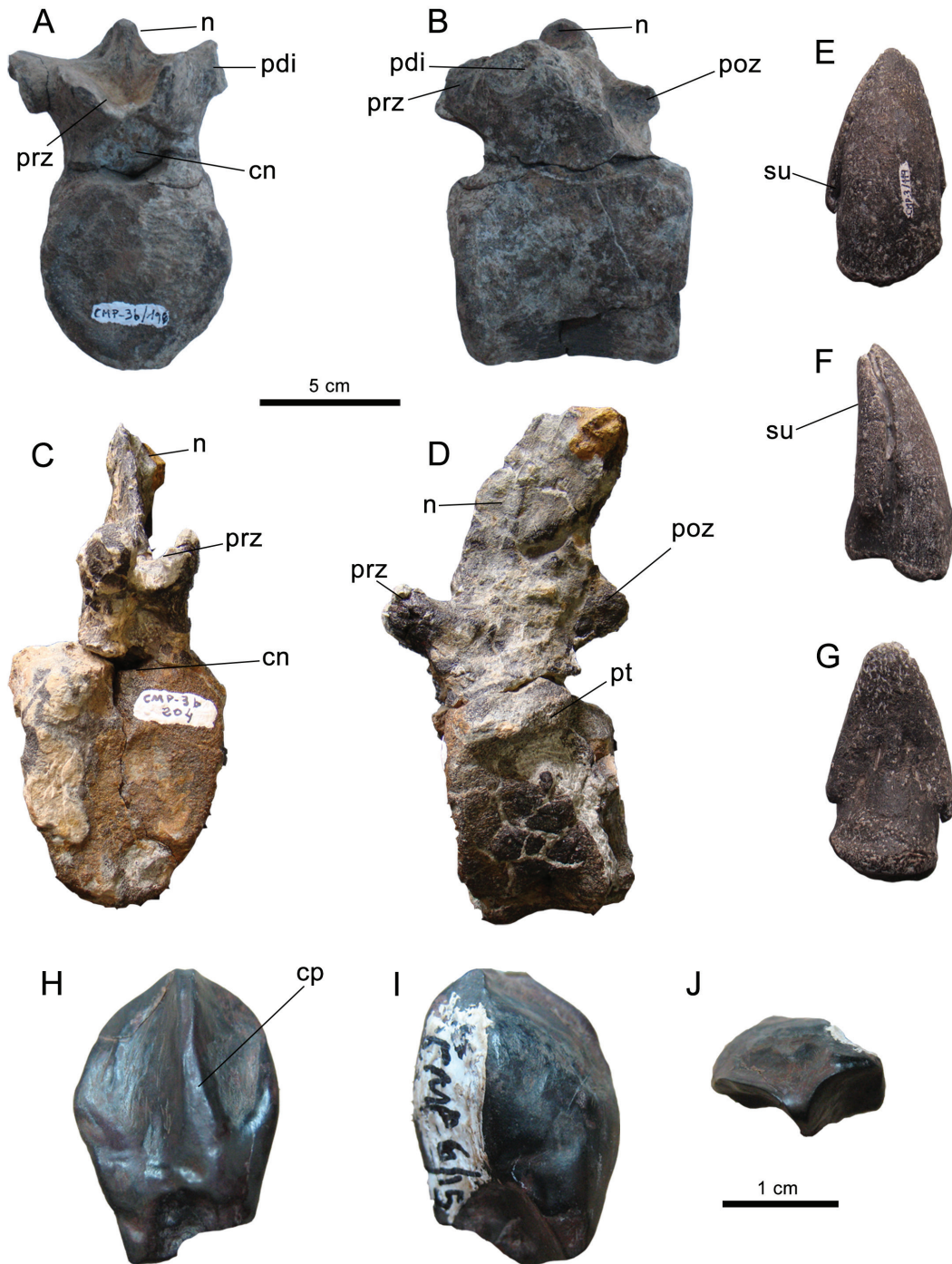


Figura 4.11. Dinosaurios ornitópodos. *Mantellisaurus*. A y B: CMP-3b/190 centro de vértebra dorsal en vistas anterior y lateral, respectivamente. C y D: CMP-3b/204 vértebra caudal anterior en vistas anterior y lateral, respectivamente. *Styracosterna* indet. E-G: CMP-3/119 falange ungual del dedo II del pie izquierdo en vistas dorsal, lateral y ventral, respectivamente. *Mantellisaurus*. H-J: CMP-6/15 diente maxilar derecho en vista lingual, labial y oclusal.

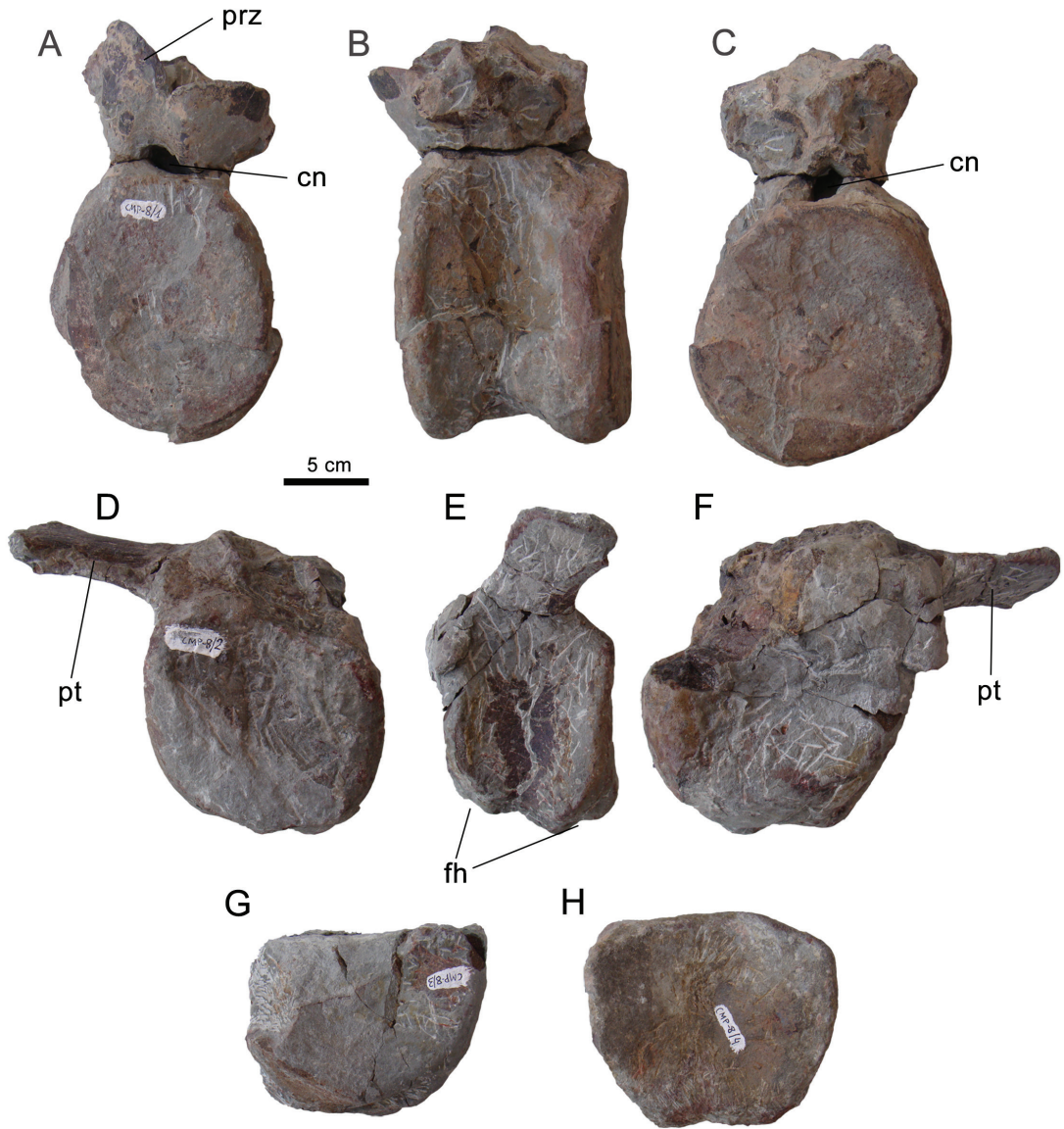


Figura 4.12. Dinosaurios ornitópodos. *Styracosterna* indet. Yacimiento CMP-8. A-C: CMP-8/1 vértebra dorsal, en vistas anterior, lateral y posterior. D-F: CMP-8/2 centro de vértebra caudal anterior, en vistas anterior, lateral y posterior. G: CMP-8/3 fragmento de centro de vértebra caudal anterior, en vista posterior. H: CMP-8/4 centro de vértebra caudal anterior, en vista posterior.

CMP-10/10 (Fig. 4.13 J) es un elemento que se interpreta como una pieza dental mudada de un maxilar izquierdo. Solamente se conserva la parte basal de la corona muy desgastada. Se puede observar la superficie labial con la capa de esmalte, que está desigualmente dividida por una cresta primaria prominente situada en una posición más distal. En la superficie mesial se pueden adivinar dos pequeñas crestas terciarias. La superficie oclusal es relativamente plana.

CMP-10/01 (Fig. 4.13 A-C) es un elemento que se interpreta como una vértebra dorsal anterior que presenta un desplazamiento lateral por compresiones fosildiagénicas. Además,

están ausentes la mayor parte de la espina neural y la postzigapófisis izquierda. El centro vertebral es ligeramente opistocélico, con una protuberancia dorsal en la superficie articular anterior. La superficie ventral del centro vertebral presenta una quilla aunque la deformación de la pieza no permite definirla claramente. Las parapófisis se sitúan por encima de la sutura neurocentral. Las parapófisis son dos depresiones verticales rugosas, situadas en la base de los procesos diapofisiarios. El canal neural es grande, anteriormente de forma triangular y posteriormente ovoidal. Los procesos diapofisiarios son robustos, de sección subtriangular y se desarrollan laterodorsalmente. Las prezigapófisis se sitúan anteriormente, sobresaliendo ligeramente de la zona dorsomedial de los procesos diapofisiarios. Las superficies articulares son grandes, planas, de contorno subovoidal e inclinadas medialmente, formando un ángulo entre ellas de aproximadamente 90°. La espina neural se desarrolla anteroposteriormente y está comprimida lateromedialmente, con un borde anterior afilado. El borde posterior, ventralmente acoge las postzigapófisis. Estas son dos procesos que se proyectan posteriormente desde la espina neural. Las superficies articulares de las postzigapófisis están inclinadas lateromedialmente y separadas por una depresión que corresponde a la foseta tendinosa. La morfología general de la pieza puede situarla en una posición próxima a la segunda o tercera vértebra dorsal basándonos en la presencia de un centro vertebral opistocélico y la posición de las parapófisis.

CMP-10/02 (Fig. 4.13 H) es un fragmento interpretado como el arco vertebral de una vértebra, probablemente, caudal anterior. Este elemento también presenta una cierta distorsión y la separación del centro vertebral se produce en la sutura neurocentral. Se conserva la base de la espina neural. Las postzigapófisis están aplastadas hacia dentro. Los pedicelos están poco desarrollados aunque son robustos y el canal neural es relativamente pequeño. Las prezigapófisis se sitúan anteriormente por encima del canal, con las superficies articulares pequeñas, de contorno subovoidal e inclinadas hacia dentro formando un ángulo de menos de 90°. La espina neural también es robusta, tiene la sección subtriangular y las paredes laterales presentan muchas rugosidades para inserción de ligamentos. Las postzigapófisis se sitúan en la base posterior de la espina neural, están inclinadas lateromedialmente y sus superficies son planas y de contorno subtriangular. Entre las dos se observa la foseta tendinosa. La ausencia de procesos transversos y la orientación poco inclinada hacia atrás de la espina neural relaciona a este elemento con la región caudal anterior.

CMP-10/04 y CMP-10/05 son elementos que se interpretan como dos fragmentos proximales de costilla que muy probablemente se situarían en la diáfisis después de los procesos capitular y tubercular de una costilla dorsal derecha.

CMP-10/06 (Fig. 4.13 E) es un elemento correspondiente a un fragmento proximal de una costilla dorsal derecha. Representa aproximadamente un tercio de la diáfisis y preserva el proceso tubercular. La diáfisis presenta una ligera curvatura medial. La sección distal es ovoidal y la proximal se encuentra comprimida anteroposteriormente. La superficie anterior de la diáfisis presenta una cresta subcentral mientras que la superficie posterior es suavemente cóncava y está delimitada por una cresta lateral longitudinal que acaba en el proceso tubercular. Este proceso se sitúa dorsolateralmente, presenta una cresta estrecha y alargada y la superficie anterodorsal rugosa.

CMP-10/07 (Fig. 4.13 D) es un elemento que se interpreta como un fragmento proximal de costilla dorsal izquierda que preserva los procesos capitular y tubercular. Presenta una morfología curvada hacia medial. Distalmente presenta un contorno elipsoidal y proximalmente está comprimida anteroposteriormente, con una cresta subcentral en la superficie anterior y una concavidad suave en la superficie posterior, delimitada por una cresta lateral longitudinal que acaba en el proceso tubercular. Este proceso se sitúa dorsolateralmente, presenta una cresta estrecha y alargada y la superficie anterodorsal rugosa. Esta superficie rugosa continúa dorsalmente hacia el proceso capitular, que es una ligera expansión anteroposterior de contorno redondeado.

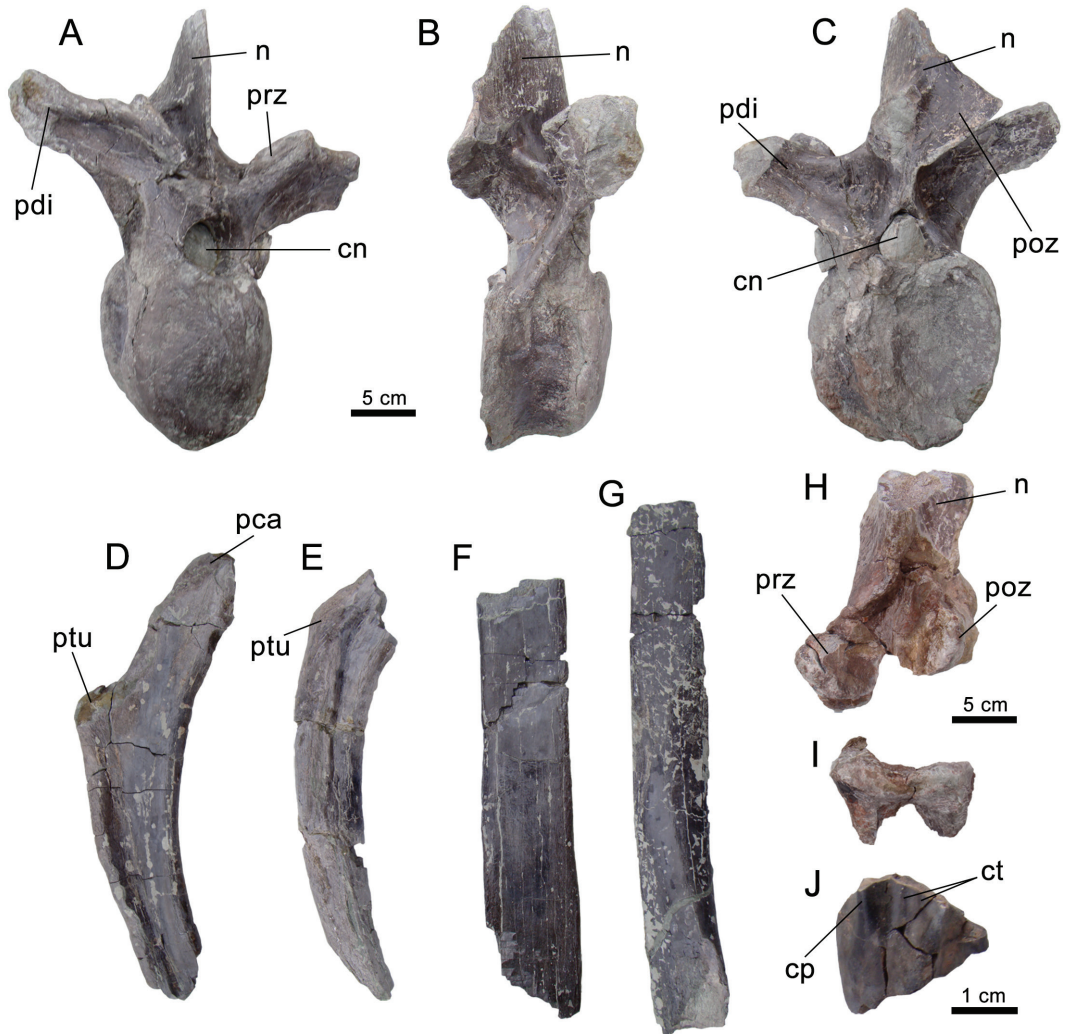


Figura 4.13. Dinosaurios ornitópodos. *Styracosterna* indet. Yacimiento CMP-10. A-C: CMP-10/01, vértebra dorsal anterior, en vistas anterior, lateral y posterior. D: CMP-10/07 fragmento de costilla dorsal izquierda en vista posterior. E: CMP-10/06 fragmento de costilla dorsal derecha en vista anterior. F y G: CMP-10/08 y CMP-10/09 fragmentos de diáfisis de costillas dorsales. H: CMP-10/02 fragmento de arco neural de vértebra caudal en vista lateral. I: CMP-10/03 fragmento proximal de chevron anterior en vista anterior. J: CMP-10/10 diente maxilar izquierdo en vista labial.

CMP-10/08 (Fig. 4.13 F) y CMP-10/09 (Fig. 4.13 G) son elementos correspondientes a dos fragmentos de diáfisis de costilla sin posibilidad de determinar si corresponden a la misma pieza.

CMP-10/03 (Fig. 4.13 I) es un elemento que se interpreta como un fragmento proximal de chevron de la serie anterior. Conserva solamente parte de las superficies hemales y parte del arco hemal. Las superficies articulares hemales están separadas por una suave depresión central, su contorno es ovoidal y son rugosas.

CMP-MS-0/22 (Fig. 4.14 A-C) es un elemento que se interpreta como una vértebra caudal anterior. Se trata de un centro vertebral completo ligeramente deformado por compresión

laterodorsal, situando el lateral derecho más elevado que el lateral izquierdo. Los procesos transversos, las prezigapófisis y la espina neural están ausentes, conservando únicamente la región de la base. El centro vertebral es ligeramente opistocélico ya que la superficie articular anterior es ligeramente convexa, casi plana, mientras que la superficie articular posterior es claramente cóncava. Los contornos de las superficies articulares son subovoidales en forma de corazón. Las superficies laterales del centro vertebral son cóncavas. Centralmente se sitúan las facetas de contacto con los chevrones, más desarrolladas las posteriores que las anteriores. Los procesos transversos se sitúan en la parte dorsolateral del centro vertebral y son grandes, alargados y comprimidos dorsoventralmente. El canal neural es relativamente pequeño. El arco vertebral es robusto y la espina estaría notablemente inclinada hacia posterior.

CMP-MS-0/24 (Fig. 4.14 E) y CMP-MS-0/25 (Fig. 4.14 D) son elementos que se corresponden fragmentos de diáfisis de costilla dorsal CMP-MS-0-24 e izquierda en el caso de CMP-MS-0-25. Destaca la presencia de marcas de descarnación consistentes en perforaciones en la superficie del hueso.

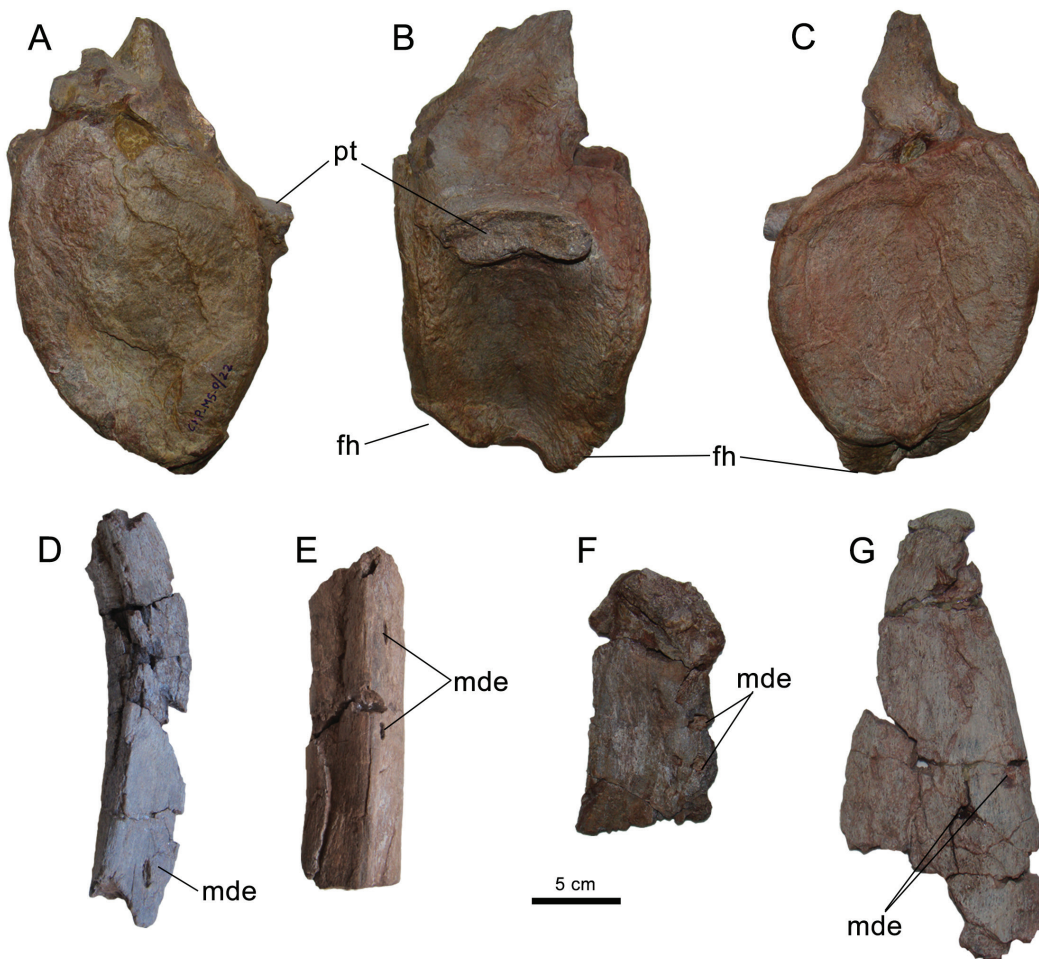


Figura 4.14. Dinosaurios ornitópodos. *Styracosterna* indet. CMP-MS-0 restos *ex situ*. A-C: CMP-MS-0/22 vértebra caudal anterior en vistas anterior, lateral y posterior. D y E: CMP-MS-0/25 y CMP-MS-0/24 fragmentos de costillas dorsales de ornitópodo. F y G: CMP-MS-0/30 y 31 fragmentos de neurapófisis de vértebras indeterminadas.

CMP-MS-0/30 (Fig. 4.14F) es un elemento que se interpreta como un pequeño fragmento distal de espina neural probablemente de una vértebra dorsal. La pieza tiene un contorno en vista lateral subrectangular y está comprimida lateromedialmente y alargada anteroposteriormente. Distalmente presenta un recrecimiento óseo lateromedial. Presenta perforaciones y acanaladuras en ambas superficies que se interpretan como marcas de descarnación.

CMP-MS-0/31 (Fig. 4.14 G) es un elemento que podría corresponder a un gran fragmento de espina neural de una vértebra postcervical. Lateralmente presenta un contorno subtriangular. La pieza está comprimida lateromedialmente y expandida anteroposteriormente. El borde anterior es más afilado que el posterior, el cual está engrosado y es redondeado. El borde del ápice es romo y ligeramente engrosado. Las superficies laterales presentan varias perforaciones atribuibles a marcas de descarnación.

CMP-MS-02/14 (Fig. 4.15 M) es un elemento correspondiente a una costilla cervical anterior izquierda. Tanto el proceso tubercular como la parte distal de la diáfisis están incompletos. El proceso capítular está soportado por un distintivo cuello redondeado cuyo borde dorsal contacta con el proceso tubercular. La diáfisis de la costilla es curvada, convexa externamente y cóncava internamente. A lo largo del borde dorso-externo del proceso capítular se desarrolla una pequeña cresta longitudinal que llega hasta el final distal de la diáfisis. Por las características presentadas podría corresponder a la tercera vértebra cervical, ya que es semejante a la descrita por Norman (1980) para *I. bernissartensis*.

CMP-MS-02/32 (Fig. 4.15 N) es un elemento correspondiente a un fragmento de arco vertebral de vértebra dorsal en el que están presentes parte de los pedicelos y el canal neural, las prezigapófisis, gran parte del proceso diapofisiario izquierdo, parte de la base de la espina neural y las postzigapófisis. Este arco vertebral está deformado por compresión dorsoventral. También como en los otros elementos vertebrales que se describen de este yacimiento, la separación del centro se produjo por la sutura neurocentral. El canal neural es proporcionalmente pequeño. Las prezigapófisis son grandes y están inclinadas hacia el interior en forma de V abierta. Desde la zona posterolateral de las prezigapófisis comienzan los procesos diapofisiarios, que se proyectan lateralmente y están comprimidos dorsoventralmente. Las rugosidades del borde anterior del proceso indicarían la existencia de una reducida parapófisis. Las postzigapófisis se encuentran en la base posterior de la neurapófisis y tiene las superficies de contorno subovoidal e inclinadas. Dorsal a las postzigapófisis se localiza una profunda cavidad. Las características de la pieza la situarían en torno a la duodécima o decimotercera vértebra dorsal.

CMP-MS-02/04 (Fig. 4.15 D-F) es un elemento que se interpreta como un centro vertebral deformado que podría pertenecer a una vértebra dorsal posterior o de las primeras caudales. La superficie articular anterior está incompleta aunque se puede apreciar un contorno subcircular. La superficie articular posterior es cóncava y de contorno subcircular, en la que la región ventral está inclinada ventralmente (podría estar arrasada o formar la faceta hemal). El centro vertebral está fuertemente comprimido anteroposteriormente con las superficies laterales cortas y con los bordes engrosados. En la superficie ventral se observa una pequeña quilla longitudinal y cercana a ésta forámenes nutricios. Dorsalmente se observa la superficie rugosa de la totalidad de la sutura neurocentral y la parte del centro vertebral que forma la base del canal neural. La configuración incompleta no permite definir con seguridad su ubicación topográfica y podría tratarse de una vértebra dorsal posterior o de las primeras caudales.

CMP-MS-02/05 (Fig. 4.15 G-I) es un elemento que se interpreta como un centro vertebral de vértebra caudal anterior. El centro vertebral está bien conservado y poco deformado. La superficie articular anterior de contorno subcircular es plana y en la parte ventral se observa la faceta hemal. La superficie articular posterior, de contorno subrectangular, es cóncava y la faceta hemal ventral está más desarrollada que en la cara anterior. Las superficies laterales son prácticamente planas con los bordes engrosados. La superficie ventral del centro vertebral

es plana con dos quillas longitudinales redondeadas. Se observan también algunos forámenes nutricios. La zona dorsal del centro vertebral está totalmente formada por las rugosidades de la sutura neurocentral, que son profundas. También se aprecia ligeramente el piso del canal neural. Por el tamaño de la pieza y el gran desarrollo de las facetas hemales podemos inferir que se trata de una vértebra caudal anterior que puede situarse entre la tercera y la decimocuarta.

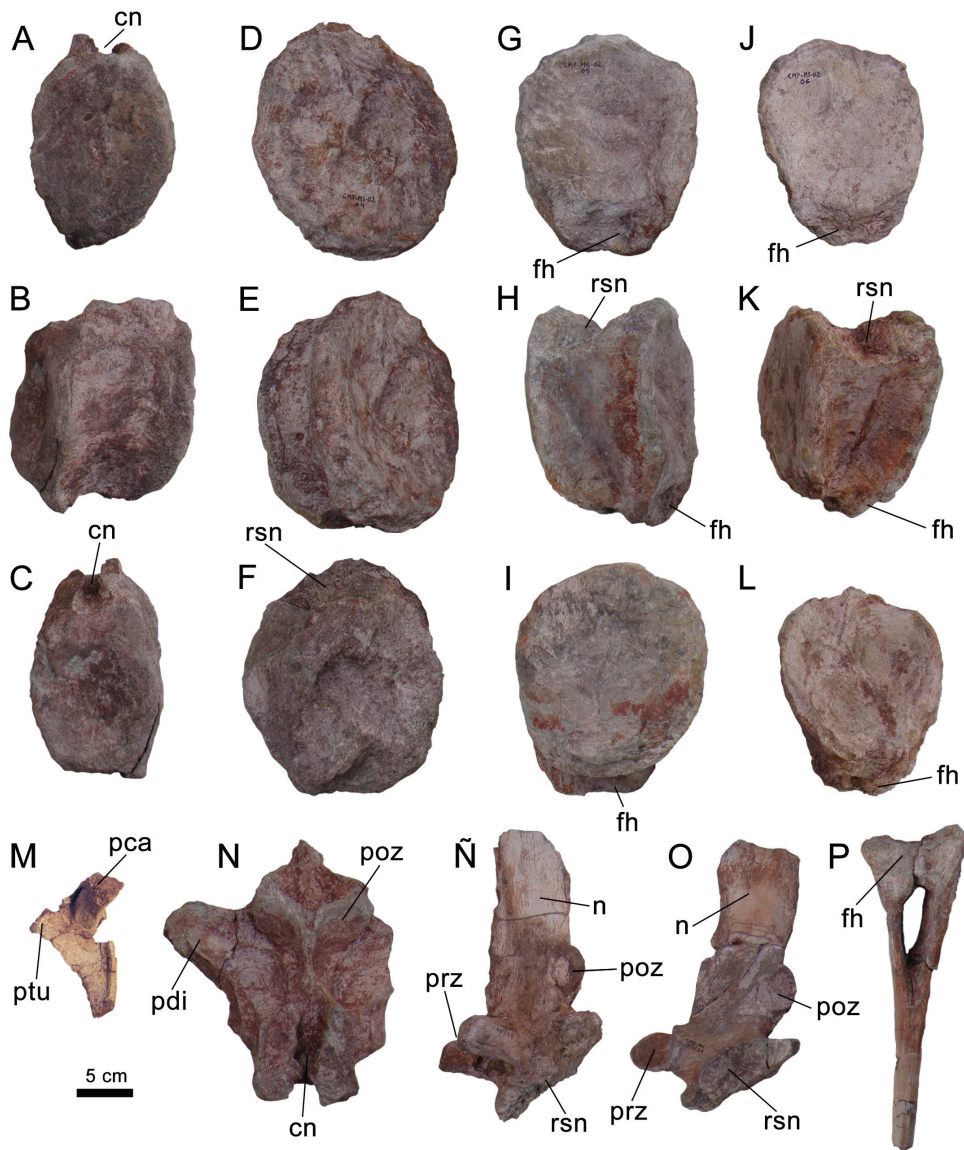


Figura 4.15. Dinosaurios ornitópodos. *Styracosterna* indet. Yacimiento CMP-MS-02, elementos axiales. A-C: CMP-MS-02/03 centro vertebral caudal en vistas anterior, lateral y posterior. D-F: CMP-MS-02/04 centro vertebral dorsal posterior o caudal anterior en vistas anterior, lateral y posterior. G-I: CMP-MS-02/05 centro vertebral caudal anterior en vistas anterior, lateral y posterior. J-L: CMP-MS-02/06 centro vertebral caudal anterior en vistas anterior, lateral y posterior. M: CMP-MS-02-14 costilla cervical anterior izquierda en vista posterior. N: CMP-MS-02/32 fragmento de arco neural de vértebra dorsal media-posterior en vista posterior. Ñ y O: CMP-MS-02/30 y 31 fragmentos de arcos neurales de vértebras caudales anteriores en vista lateral. P: CMP-MS-02/33 chevron anterior en vista anterior.

CMP-MS-02/06 (Fig. 4.15 J-L) es un elemento correspondiente al centro vertebral de una vértebra caudal anterior. Aunque es de menor tamaño, presenta las mismas características que el centro anteriormente descrito (CMP-MS-02/05). Las dos quillas ventrales son más visibles. Por su tamaño en la serie caudal anterior se situaría en una posición más retrasada que el centro vertebral anteriormente citado.

CMP-MS-02/03 (Fig. 4.15 A-C) es un elemento que se interpreta como el centro de una vértebra caudal media. Presenta una torsión lateral que produce que las caras sean oblicuas respecto al eje del centro. Se conservan las bases de los pedicelos del arco vertebral. El centro vertebral es ligeramente anficélico con la superficie articular posterior más cóncava que la superficie articular anterior. Ambas superficies articulares presentan un contorno ovoidal, con las superficies ventrales inclinadas ventralmente para formar las superficies hemales para el contacto con los chevrones. Las superficies laterales están comprimidas y los bordes de las caras engrosados. Dorsalmente se observan las cicatrices de las suturas neurocentrales. Ventralmente la superficie es plana con bordes ligeramente engrosados. Por la morfología de la superficie ventral, por la presencia de facetas hemales y por la ausencia en los pedicelos de los procesos transversos, este centro vertebral se podría asignar a una vértebra caudal media.

CMP-MS-02/16, CMP-MS-02/17 y CMP-MS-02/18 son elementos correspondientes a fragmentos de procesos transversos de vértebras. Los tres restos están separados de las vértebras justamente en la zona de unión con el centro vertebral, formando parte de la zona de la sutura neurocentral ya que presentan una superficie proximal muy rugosa. En los procesos, que están comprimidos dorsoventralmente y son planos, no se observan restos de las parapófisis por lo que se descarta que puedan pertenecer a vértebras dorsales posteriores. Probablemente correspondan a vértebras caudales anteriores.

CMP-MS-02/30 (Fig. 4.15 Ñ) es un elemento que se interpreta como un arco vertebral completo con gran parte de la espina de una vértebra caudal. El arco vertebral está separado del centro vertebral por la sutura neurocentral. Las superficies de la sutura neurocentral son muy rugosas y tienen forma de X. Se conservan las dos prezigapófisis, que se proyectan oblicuamente hacia delante, aunque por la distorsión la izquierda se proyecta más que la derecha. Presenta un amplio espacio interprezigapofisiario en forma de U. La espina neural se dirige hacia atrás, es de morfología rectangular, comprimida lateralmente y con el borde anterodorsal ligeramente engrosado. Las postzigapófisis están colgadas oblicuamente en las superficies posterolaterales de la espina neural. La morfología y el tamaño de la pieza permiten atribuirle a una vértebra caudal anterior.

CMP-MS-02/31 (Fig. 4.15 O) es un elemento correspondiente a un arco vertebral completo de una vértebra caudal anterior que preserva gran parte de la espina neural. Presenta las mismas características que el arco vertebral CMP-MS-02/30, aunque está ausente la prezigapófisis izquierda.

CMP-MS-02/19 y CMP-MS-02/22 son elementos correspondientes a fragmentos de arcos vertebrales de dos vértebras caudales anterior-media. Uno de los fragmentos (CMP-MS-02/19) corresponde a la parte basal posterior de la espina neural con las postzigapófisis y parte de la espina neural. El otro fragmento (CMP-MS-02/22) corresponde al arco vertebral prácticamente completo, con los pedicelos neurales, el canal neural y las prezigapófisis. Este arco vertebral está separado del centro vertebral por la sutura neurocentral con las superficies de fusión rugosas. La verticalidad de la espina y la presencia de grandes prezigapófisis y las postzigapófisis fusionadas a las caras posterolaterales de la espina neural indicarían que este fragmento correspondería a una vértebra caudal anterior (siendo de las últimas de la serie) o bien una caudal media (en una posición anterior en la serie).

CMP-MS-02/23 es un elemento que se interpreta como un fragmento de arco vertebral que conserva el pedicelo y la prezigapófisis derecha además de parte del canal neural. Como en la mayor parte de los materiales recuperados de elementos vertebrales, la superficie ventral de la

pieza es muy rugosa, habiéndose separado del resto de la vértebra por la sutura neurocentral. La morfología y situación de la prezigapófisis permite considerar a este elemento como parte de una vértebra caudal anterior o media.

CMP-MS-02/33 (Fig. 4.15 P) es un elemento que se interpreta como un chevron. La superficie proximal está expandida lateralmente y es cóncava longitudinalmente y oblicua posteriormente para formar las facetas anterior y posterior que articulan con las facetas hemales de las vértebras correspondientes. Por debajo de la cabeza articular aparece un largo y estrecho canal hemal que separa las dos ramas hemales. Al final del canal hemal comienza la diáfisis o espina hemal que está transversalmente comprimida y aparece fracturada, por lo que no se puede saber la longitud total. No obstante se podría considerar un chevron de vértebras caudales anteriores.

Discusión

A pesar de que existen características comunes comparables y similares, tanto al holotipo de *Iguanodon bernissartensis*, IRSNB I 534 descrito por Norman (1980), como al ejemplar del yacimiento de Mas de Romeu (M-MR, 78-17), descrito por Sanz y colaboradores (1982) y que atribuyen al mismo taxón, Norman (2012) no asigna ningún carácter del fémur a la diagnosis de *I. bernissartensis*. Sin embargo, en la diagnosis de *Styracosterna* propuesta por Norman (2014) se incluyen cuatro caracteres ambiguos presentes en el fémur que se pueden constatar en CMP-00/1. Estos caracteres están basados en la curvatura hacia el extremo distal de la diáfisis femoral, la morfología en forma de cresta triangular del cuarto trocánter, la presencia de un surco extensor distal parcialmente cerrado y de cóndilos distales fuertemente expandidos posteriormente. Por tanto, es posible asignar al fémur aquí descrito como perteneciente a una forma indeterminada de ornitópodo estiracosterno.

La morfología truncada distalmente de la falange ungueal hallada en el yacimiento CMP-3 junto a la presencia de numerosos surcos en la superficie de la misma son caracteres que relaciona a este elemento con los estiracosternos. No obstante la ausencia de caracteres diagnósticos hace preferible considerar a este elemento como perteneciente a una forma indeterminada de ornitópodo estiracosterno.

A pesar de que los elementos vertebrales no presentan caracteres diagnósticos, muestran una morfología similar y congruente con la de otros ornitópodos estiracosternos hallados en distintos yacimientos de la Cantera, así como en el Cretácico Inferior europeo por lo que estos restos procedentes del yacimiento CMP-8 pueden considerarse como pertenecientes a una forma indeterminada de ornitópodo estiracosterno.

En relación a los restos procedentes del yacimiento CMP-10, todos los elementos esqueléticos recuperados se pueden atribuir congruentemente a un mismo taxón y probablemente a un mismo individuo de un dinosaurio ornitópodo. La pieza dental presenta una cresta primaria más desarrollada y en posición distal típicas de los dientes maxilares de los ornitópodos iguanodontios. Por su parte la vértebra dorsal anterior presenta un carácter diagnóstico de *Styracosterna* (*sensu* Norman, 2014) como es la ligera opistocelia del centro vertebral. Debido a esto y a la ausencia de caracteres diagnósticos se asigna estos elementos a una forma indeterminada de ornitópodo estiracosterno.

De los elementos hallados en el yacimiento CMP-MS-0, sólo la vértebra caudal permite una identificación parcial. Así, las características de CMP-MS-0/22 indican que se trataría de una vértebra caudal anterior, entre la 3ª y 7ª de la serie caudal (Norman, 1980), de un dinosaurio ornitópodo. Aunque no es un elemento diagnóstico, muestra una morfología similar y congruente con la de otros ornitópodos estiracosternos hallados tanto en distintos yacimientos de la cantera, por lo que se atribuyen esta vértebra y el resto de elementos recuperados a una forma indeterminada de ornitópodo estiracosterno.

Aunque las características descritas en los materiales recuperados en el yacimiento CMP-MS-02 no son concluyentes para una determinación precisa, tanto estas como el tamaño de los restos son coincidentes con las de otros restos que se han asignado al grupo de los ornitópodos estiracosternos en varios yacimientos de la cantera del Mas de la Parreta y, en general, en la Formación Arcillas de Morella. En base a lo expuesto anteriormente se asignan estos restos a una forma indeterminada de ornitópodo estiracosterno.

Es significativo que la mayor parte del material de elementos vertebrales procedentes de CMP-MS-02 presenta separados los centros vertebrales de los arcos neurales. Además, esta separación se produce generalmente en la zona de sutura neurocentral, lo que indicaría que en vida no estarían completamente fusionados. Este fenómeno no es extraño en ejemplares juveniles, pero en ejemplares adultos no es tan común. En algunos cocodrilos, la mayoría de los centros y arcos neurales permanecen separados durante gran parte del desarrollo, existiendo un patrón de cierre de las suturas muy concreto que sirve para determinar el estado de desarrollo del individuo independientemente del tamaño. Las suturas comienzan a cerrarse en un patrón de posterior a anterior, comenzando en las últimas vértebras caudales y terminando en el axis (Brochu, 1996). En este yacimiento los restos analizados corresponderían (por las dimensiones del material recuperado) a un individuo adulto o subadulto. Además la mayor parte del material corresponde a elementos caudales, por lo que, si siguiera el mismo patrón de cerramiento neurocentral, podemos inferir que el proceso de fusión neurocentral en algunos individuos de ornitópodos se prolongaría hasta estados ontogenéticos avanzados.

Mantellisaurus Paul, 2007

Mantellisaurus atherfieldensis Hooley, 1925

Material

CMP-MS-167 cuadrado izquierdo incompleto, CMP-6/15 pieza dental maxilar derecha, CMP-6/3 arco neural de vértebra, CMP-6/2 fragmento distal de húmero, CMP-6/4 ilion izquierdo incompleto, CMP-6/12 pubis izquierdo incompleto, CMP-6/1 fémur izquierdo, CMP-3b/190 vértebra dorsal media/posterior, CMP-3b/204 vértebra caudal anterior.

Descripción

CMP-6/15 (Fig. 4.11 H-J) es un elemento correspondiente a un diente maxilar derecho con las superficies fuertemente pulidas, conservando solamente la dentina. Los bordes mesial y distal carecen de denticulos y oclusalmente está presente una faceta de desgaste inclinada en sentido lingual. El rasgo principal de este diente es la presencia de una cresta primaria muy prominente desplazada distalmente, en la cara lingual de la corona.

CMP-6/3 es un elemento que se interpreta como un fragmento de arco vertebral de una vértebra dorsal probablemente anterior, que presenta una fuerte compresión lateral. En este resto se conserva el proceso diapofisiario derecho que se proyecta laterodorsalmente y hacia posterior. En las bases anterior y posterior del proceso diapofisiario se observan dos profundas depresiones, constatables también en el lado izquierdo. El canal neural es profundo con un gran desarrollo de los pedicelos. Se conserva también la base de la espina neural, que es estrecha y alargada, cubriendo gran parte del techo del canal neural.

CMP-6/2 es un elemento que se interpreta como el extremo distal, muy probablemente, de un húmero. La diáfisis está muy comprimida anteroposteriormente. Los cóndilos presentan una buena conservación. El cóndilo medial es más grande, presenta un aspecto globoso y se proyecta más distalmente que el cóndilo lateral que es más afilado y con la superficie de la cara lateral casi plana.

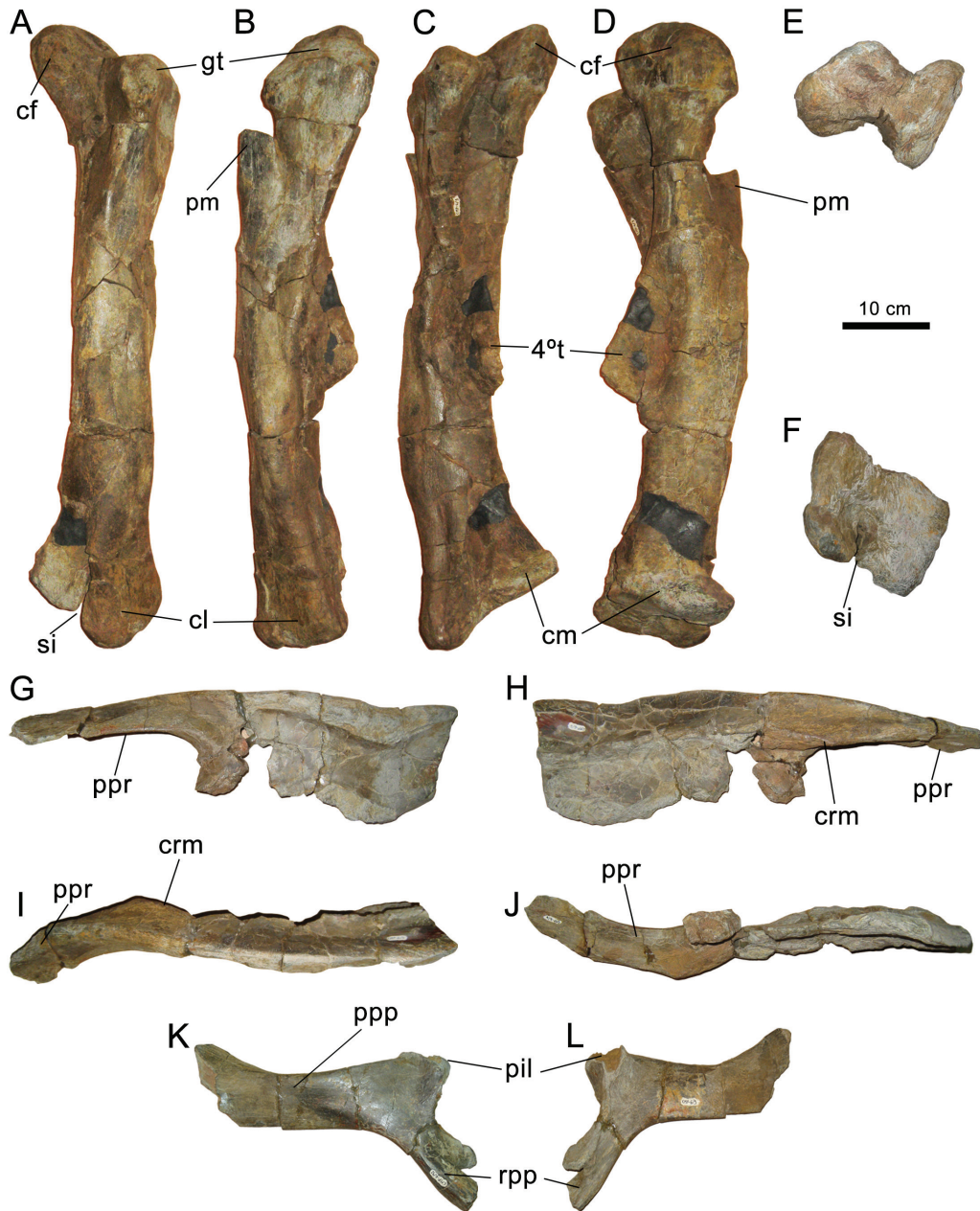


Figura 4.16. Dinosaurios ornitópodos. *Mantellisaurus*. Yacimiento CMP-6. A-F: CMP-6/1 fémur izquierdo en vistas anterior, lateral, posterior, medial, dorsal y ventral. G-J: CMP-6/4, ilion izquierdo en vistas lateral, medial dorsal y ventral. K-L: CMP-6/12 pubis izquierdo en vistas lateral y medial.

CMP-6/4 (Fig. 4.16 G-J) es un elemento que se interpreta como un ilion izquierdo incompleto, que conserva casi todo el proceso preacetabular y gran parte de la lámina iliaca. El proceso preacetabular se proyecta anteriormente desde la lámina iliaca y se curva hacia lateral y ligeramente hacia ventral. Proximalmente el proceso preacetabular sostiene ventromedialmente una cresta medial que se extiende hasta la mitad del proceso preacetabular. A partir de aquí

y hacia distal las superficies lateral y medial van girandose hasta quedarse casi horizontales y ligeramente inclinadas lateralmente, convirtiendo con ello el borde ventral proximal en borde lateral distal y el borde dorsal proximal en borde medial distal. La lámina ilíaca es relativamente recta y estrecha, con la superficie lateral lisa y plana. Su borde dorsal es ligeramente convexo en vista lateral. Dicho borde es transversalmente engrosado, rugoso y evertido ligeramente hacia lateral. En la zona supracetabular, el borde dorsal del ilion se proyecta más ventrolateralmente y presenta una ligera escotadura dorsal. Medialmente, la cresta medial cruza toda la superficie de la lámina, muy cercana al borde dorsal. Por debajo de la cresta, la superficie es plana y lisa.

CMP-6/12 (Fig. 4.16 K-L) es un elemento que se interpreta como un pubis izquierdo incompleto. El proceso prepúbico, aunque no se conserva completo, proximalmente es largo, estrecho y recto, comprimido lateromedialmente y con el borde dorsal distal expandido dorsalmente. Medialmente en la parte distal se observan finas estrías. El borde dorsal es más grueso que el ventral. En la región acetabular, el pedúnculo ilíaco está fracturado, pero a partir de este proceso, medialmente se desarrolla el contorno acetabular. Se preserva un fragmento de la rama postpúbica con el foramen obturador.

CMP-6/1 (Fig. 4.16 A-F) es un elemento correspondiente a un fémur izquierdo. Presenta numerosas fracturas y compresiones que lo han deformado, muy significativamente en los dos extremos de la pieza. En vista lateromedial el fémur es curvado distalmente hacia medial mientras que en vista anteroposterior es casi recto. La cabeza femoral está comprimida anteroposteriormente y presenta un perfil redondeado en vista posterior. La cabeza del fémur está separada del trocánter mayor por una depresión. El trocánter mayor está incompleto y comprimido lateromedialmente. Proximalmente, en la superficie posterior, la diáfisis femoral muestra una concavidad longitudinal provocada por las fracturas compresivas. La superficie anterior presenta una mejor preservación y proximalmente por debajo del trocánter mayor se desarrolla el trocánter menor. Dicho trocánter está fracturado dorsalmente, pero presenta una gran desarrollo, formando una gruesa cresta en la superficie anterolateral. Hacia la mitad de la superficie posterior de la diáfisis femoral se desarrolla el cuarto trocánter. Este trocánter es una cresta en forma de triángulo escaleno. Dicha cresta está ligeramente curvada longitudinalmente. La superficie posteromedial junto al cuarto trocánter presenta una depresión longitudinal ovalada con la superficie rugosa para inserción muscular. Los cóndilos distales están bastante deteriorados, sobre todo en la superficie posterior y en las superficies distales, más significativamente en el cóndilo medial. Se observa un canal intercondilar anterior bastante profundo y casi cerrado, mientras que posteriormente no se puede constatar debido a las deformaciones presentes en esta zona del fémur.

Discusión

Aunque el material fósil de CMP-6 no es muy abundante, sin embargo algunos elementos recuperados permiten realizar una diagnosis razonable y comparar los distintos caracteres con los que propone Norman (2012, 2014) en su actualización de la clasificación de los ornitópodos.

El ejemplar procedente del yacimiento CMP-6 comparte dos caracteres que diagnostican de forma no ambigua a *Iguanodontia* (*sensu* Norman, 2015):

- Coronas maxilares con una cresta primaria prominente, desplazada distalmente (carácter 68.3).
- Proceso preacetabular del pubis formando una lámina comprimida lateralmente, de lados paralelos (carácter 93.4).

En un clado más exclusivo, los restos del ejemplar hallado en CMP-6 comparte cinco caracteres ambiguos que diagnostican a *Styracosterna* (*sensu* Norman, 2015):

- Borde dorsal del ilion transversalmente engrosado y biselado (carácter 90.4).
- Diáfisis femoral curvada hacia el extremo distal (carácter 100.1).

- Cuarto trocánter en forma de cresta triangular, aunque es más trapezoidal en el ejemplar aquí descrito (carácter 101.2).
- Surco extensor distal del fémur parcialmente cerrado (carácter 102.4).
- Cóndilos distales del fémur fuertemente expandidos posteriormente (carácter 103.1).

Dentro de *Styracosterna*, el ejemplar de CMP-6 comparte un carácter no ambiguo con un clado pobremente soportado, denominado “*Iguanodontoides*”, junto con *Proa*, *Jinzhousaurus*, *Bolong*, *Barilium*, *Mantellisaurus* e *Iguanodon*. Todos, exceptuando *Jinzhousaurus* en el que se desconoce, presentan un proceso preacetabular del ilion en torsión a lo largo de su longitud de forma que la superficie lateral viene a situarse dorsolateralmente (Norman, 2015). Este clado además incluiría tres taxones basales adicionales como son *Batyrosaurus*, *Hypselospinus* y *Ouranosaurus* que no presentan esta configuración en el ilion.

Norman (2012) considera que en el ilion están presentes dos potenciales autapomorfías de *Mantellisaurus* que también están presentes en el ejemplar de CMP-6. Estas dos potenciales autapomorfías son:

- Proceso preacetabular del ilion largo, delgado, lateralmente comprimido con una cresta medial modestamente desarrollada, y curvado de forma suave ventralmente (a diferencia de *I. bernissartensis* que desciende abruptamente), con una pequeña torsión axial de la superficie lateral, que orienta esta superficie más dorsolateralmente (coincidente en los dos taxones).
- Cuerpo principal dorsal de la hoja ilíaca relativamente recto y estrecho con una ligera eversion lateral en su borde dorsolateral.

Aunque el pubis hallado en el yacimiento CMP-6 está incompleto, es posible deducir otra autapomorfía de *Mantellisaurus atherfieldensis*: proceso prepúbico corto, profundo y lateralmente comprimido, formando una lámina delgada.

De este modo, los caracteres presentes tanto en el ilion como en el pubis hallado en el yacimiento CMP-6 permiten inferir razonablemente que el ejemplar CMP-6 puede atribuirse a la especie *Mantellisaurus atherfieldensis* Hooley, 1925. Esto confirmaría la presencia de este dinosaurio ornitópodo en la Formación Arcillas de Morella, como ya se había evidenciado con anterioridad (Gasulla et al., 2014).

Otros restos atribuibles a *Mantellisaurus atherfieldensis* son CMP-MS-167, CMP-3b/190, 204 y algunos dientes aislados.

Se ha asignado un hueso craneal del yacimiento CMP-MS-01 a este taxón. Se trata de CMP-MS-167, un cuadrado izquierdo prácticamente completo que presenta, al igual que *Mantellisaurus*, una diáfisis curvada anteroposteriormente (ver apartado 4.4.4. el trabajo de investigación de Gasulla et al., 2014).

Algunas piezas dentales localizadas en CMP-2 podrían corresponder a este taxón ya que, hasta donde puede comprobarse, presentan la misma morfología que el diente maxilar derecho CMP-6/15. Sin embargo estos dientes están muy desgastados y no es posible establecer una comparación ajustada.

CMP-3b/190 (Fig. 4.11 A, B) es un elemento que se interpreta como una vértebra dorsal media/posterior. La vértebra dorsal, aunque incompleta, presenta unas características morfológicas muy parecidas a las descritas y figuradas por Norman (1986, fig. 32) para *Mantellisaurus atherfieldensis*. Además en la diagnosis de *Mantellisaurus*, Norman (2012) considera un carácter apomórfico que las vértebras dorsales posean centros que, en vista lateral, tienen una forma de cilindro bajo y rectangular, con tendencia a formar una pequeña quilla ventral, como ocurre en CMP-3b-190.

CMP-3b/204 (Fig. 4.11 A, C, D) es una vértebra caudal anterior de morfología similar a las descritas por Norman (1986) para *Mantellisaurus atherfieldensis*. Además coincide tanto en la descripción como en las figuras realizadas por Hooley (1925, fig. 5, XII y XIV) para las vértebras caudales anteriores de esta especie.

Iguanodon Mantell, 1825

Iguanodon bernissartensis Boulenger in Van Beneden, 1881

Material

CMP-5/57 fragmento anterior de maxilar izquierdo, CMP-5/79 fragmento posterior de maxilar izquierdo, CMP-5/95 y 97 fragmentos posteriores de maxilar derecho, CMP-5/13, 14, 96 y 16 fragmentos de hemimandíbula izquierda, CMP-5/130, 131, 132, 133, 136, 137, 140 y 141 dientes mandibulares izquierdos, CMP-5/134, 135, 138, 139 y 154 dientes mandibulares derechos, CMP-5/143, 144, 145, 151 y 153 dientes maxilares izquierdos, CMP-5/142, 146, 147, 148, 149, 150 y 152 dientes maxilares derechos, CMP-5/02, 10, 25, 26, 51, 66 y 69 vértebras cervicales, CMP-5/11 vértebra dorsal anterior, CMP-5/9, 12, 23, 27, 29, 30, 31, 38, 52, 56, 58, 61 y 70 vértebras dorsales, CMP-5/01 sacro, CMP-5/08, 17 y 64 vértebras caudales, CMP-5/28 escápula izquierda, CMP-5/48 coracoides izquierdo, CMP-5/63 carpal, CMP-5/03 falange ungueal del dedo I, CMP-5/60 falange ungueal del dedo III, CMP-5/18 y 59 iliones, CMP-5/04 fragmento proximal de isquion izquierdo, CMP-5/49 isquion derecho, CMP-5/19 fragmento de pubis derecho, CMP-5/20 pubis izquierdo, CMP-9/34 cuadrado derecho, CMP-9/6 fragmento posterior de dentario derecho, CMP-9/28 fragmento posterior de dentario izquierdo, CMP-9/67 fragmento de surangular, CMP-9/3, 39, 92, 94, y 95 dientes mandibulares, CMP-9/9 y 93 dientes maxilares, CMP-9/16 vértebra dorsal, CMP-9/33 escápula derecha, CMP-11/1 y 2 maxilares derechos, CMP-11/3 fragmento de dentario izquierdo, CMP-11/4 fragmento de dentario derecho, CMP-11/11 vértebra cervical anterior, CMP-11/12 costilla del atlas, CMP-11/13 costilla cervical anterior, CMP-11/14 costilla cervical media, CMP-11/15 costilla cervical posterior, CMP-11/5 vértebra caudal anterior, CMP-11/6 escápula derecha, CMP-11/7 fémur izquierdo, CMP-11/8 tibia derecha, CMP-11/9 metatarsal III, CMP-11/10 falange proximal del dedo III.

Descripción

Desde el año 2000, la Cantera del Mas de la Parreta ha aportado continuamente una importante cantidad de restos que podrían asignarse a *Iguanodon*. Este ornitópodo, como se ha comentado, puede reconocerse en casi todos los yacimientos, aunque los más significativos, por la entidad de los hallazgos, son CMP-5, CMP-9 y CMP-11. Sin embargo, también se han podido estudiar restos de otros yacimientos que podrían asignarse a este ornitópodo.

Ejemplar CMP-5. Es un esqueleto parcial que incluye elementos craneales (maxilares, escamosos, dentario, surangular y dentición), elementos axiales (vértebras cervicales, dorsales, sacrales y caudales, costillas cervicales y dorsales y ligamentos osificados), elementos de la cintura escapular (escápula y coracoides), elementos de la extremidad anterior (radio, carpo, metacarpales y falanges), elementos de la cintura pélvica (ilion, isquion y pubis) y elementos de la extremidad posterior (fibula). De estos elementos esqueléticos se describen aquellos que podrían aportar información sobre las relaciones de parentesco del ejemplar.

Elementos craneales. Los restos de maxilares preservados corresponden a un fragmento anterior de maxilar izquierdo (CMP-5/57), un fragmento posterior de maxilar izquierdo (CMP-5/79) y fragmentos posteriores de maxilar derecho (CMP-5/95 y 97). De los cuatro fragmentos localizados los mejor conservados corresponden al maxilar izquierdo. Tanto CMP-5/57 como CMP-5/79 se consideran partes del mismo hueso.

CMP-5/57 es un fragmento de maxilar izquierdo anterior perteneciente a la zona anterior al proceso lacrimal. Carece del extremo céfalico que no porta dientes. Lateralmente, en la parte ventral, se aprecia ligeramente el borde alveolar. Por encima de este borde se localizan varios forámenes nutricios. En la parte dorsal está presente una ranura oblicua para el contacto con el premaxilar. El surco alveolar está formado por siete zonas de familias dentales más una fracturada en la que se aprecia parte de una raíz. Por su parte, CMP-5/79 se interpreta como un fragmento posterior fracturado que se sitúa por delante de la apófisis lacrimal. En vista externa se desarrolla el proceso lateral, que sostiene y se articula con el yugal a través de una ranura oblicua. Este proceso comienza en el extremo anterior del fragmento, por debajo del cual están presentes cuatro forámenes nutricios. En la parte dorsal del extremo anterior, por delante del proceso lacrimal, se esboza la fosa anteorbital. El extremo posterior del fragmento se curva lateroventralmente de forma suave. En la superficie latero-dorsal aparece una amplia y ligera concavidad lisa que discurre oblicuamente desde la parte externa a la interna y acaba en un foramen dorsal. El surco alveolar es una concavidad que cruza longitudinalmente todo el fragmento de hueso. No hay restos del parapeto alveolar aunque si puede observarse la alineación de las familias dentales. Se pueden apreciar diez familias dentales, en una de las cuales hay restos de una raíz y algunos restos de coronas no funcionales completamente giradas de su posición original.

CMP-5/97 y CMP-5/95 pueden ser razonablemente asignados al mismo maxilar derecho (Fig. 4.17 A, B). El primero se interpreta como un fragmento de la zona media. Por delante del proceso lacrimal esta pieza preserva un fragmento de la muralla alveolar externa que no aparece en su simétrico CMP-5/79. Se observan cuatro forámenes nutricios y en la región dorsal también se esboza la fosa anteorbital. Existen evidencias de 10 familias dentales. Por su parte, CMP-5/95 es un fragmento correspondiente a la región más posterior. En la superficie lateral aparece la amplia y suave concavidad observable también en CMP-5/79. También esta superficie presenta varios pequeños forámenes nutricios. En la región alveolar se pueden distinguir cinco familias dentales. En vista lateral también se observa el receso maxilar.

Es razonable asignar CMP-5/13, 14, 96 (Fig. 4.17 E, F) y 16 a la misma hemimandíbula izquierda. CMP-5/13 es un fragmento que corresponde a la parte dorsal de la zona anterior del dentario. En vista lateral, en la parte dorsal, se distingue el margen alveolar, mientras que hacia la mitad del elemento, paralelamente al borde, se aprecian hasta cinco forámenes nutricios. En vista medial no se conserva la muralla alveolar y se aprecian evidencias de dientes, tanto en sección como de la cara esmaltada. CMP-5/14 y 96 corresponden a la región posterior del dentario, conservándose el proceso coronoides completo y una parte importante de la zona de las familias dentales (11) desde la base del proceso coronoides. El proceso coronoides se halla separado del resto del dentario por una fractura longitudinal (de origen fosildiagenético) que abarca también parte de la pared lateral del propio dentario. Entre el margen superior alveolar y la pared lateral del dentario, la superficie dorsal es lisa, ancha, ligeramente cóncava y con dos forámenes. La zona de las familias dentales presenta un trazado ligeramente convexo. El proceso coronoides es perpendicular al eje longitudinal del dentario. Su ápice se expande ligeramente antero-posteriormente. Su borde posterior produce una cresta que en sentido se bifurca ventralmente y limita una escotadura que conecta con el canal meckeliano.

Los dientes mandibulares [CMP-5/130, 131 (Fig. 4.17 G, H), 132, 133, 136, 137, 140 y 141 izquierdos; CMP-5/134, 135, 138, 139 y 154 derechos] presentan largas y afiladas raíces que se curvan distalmente. La corona se extiende ampliamente antero-posteriormente y en vista lingual tiene forma de hoja con su superficie cubierta por una capa espesa de esmalte y con ornamentación formada por dos o más pequeñas crestas longitudinales verticales (siempre hay una primaria y otra más débil secundaria). Los bordes mesial y distal están constituidos por fuertes dentículos, con márgenes muy agudos y dirigidos oclusalmente. En la región basal distal de la corona aparece un receso que aloja el diente posterior. La superficie bucal de la corona presenta dentina, es convexa transversalmente y se proyecta antero-posteriormente en la base. Las facetas de desgaste se desarrollan oblicuamente en la región ápico-bucal.

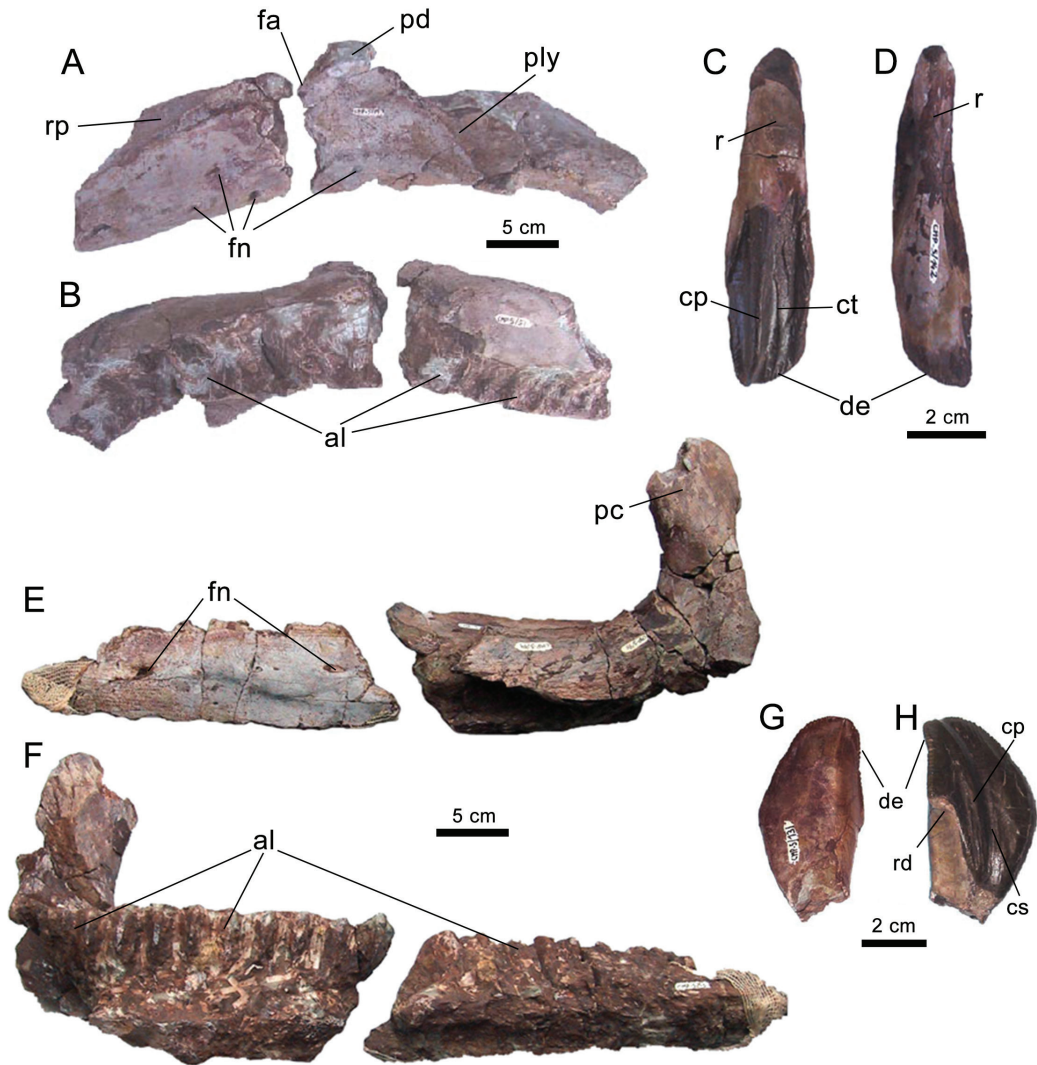


Figura 4.17. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-5. A y B: CMP-5/57 y CMP-5/79 fragmentos de maxilar izquierdo en vistas lateral y medial. C y D: CMP-5/142 diente maxilar derecho en vistas labial y lingual. E y F: CMP-5/13, CMP-5/14 y CMP-5/96 fragmentos de dentario izquierdo en vistas lateral y medial. G y H: CMP-5/131 corona dental del dentario izquierdo en vistas labial y lingual.

Por su parte, los dientes maxilares [CMP-5/143, 144, 145, 151 y 153 izquierdos; CMP-5/142 (Fig. 4.17 C, D), 146, 147, 148, 149, 150 y 152 derechos] también presentan largas y afiladas raíces aunque no tan curvadas como las mandibulares. Las coronas maxilares son más estrechas y la gruesa capa de esmalte se encuentra en la superficie bucal. Esta superficie está desigualmente dividida por una cresta primaria muy prominente, de posición retrasada. La superficie anterior es ancha, relativamente poco ornamentada pero cruzada longitudinalmente al menos por una cresta terciaria, apareciendo frecuentemente crestas adicionales de desarrollo reducido con respecto a la altura total de la corona. El borde orlado por pequeños y fuertes dentículos se proyecta bucalmente. La superficie posterior a la gran cresta primaria es completamente lisa, sin aparición de ninguna cresta terciaria. Su borde distal está crenulado con un sistema de estriás paralelas más desarrolladas que en el borde mesial.

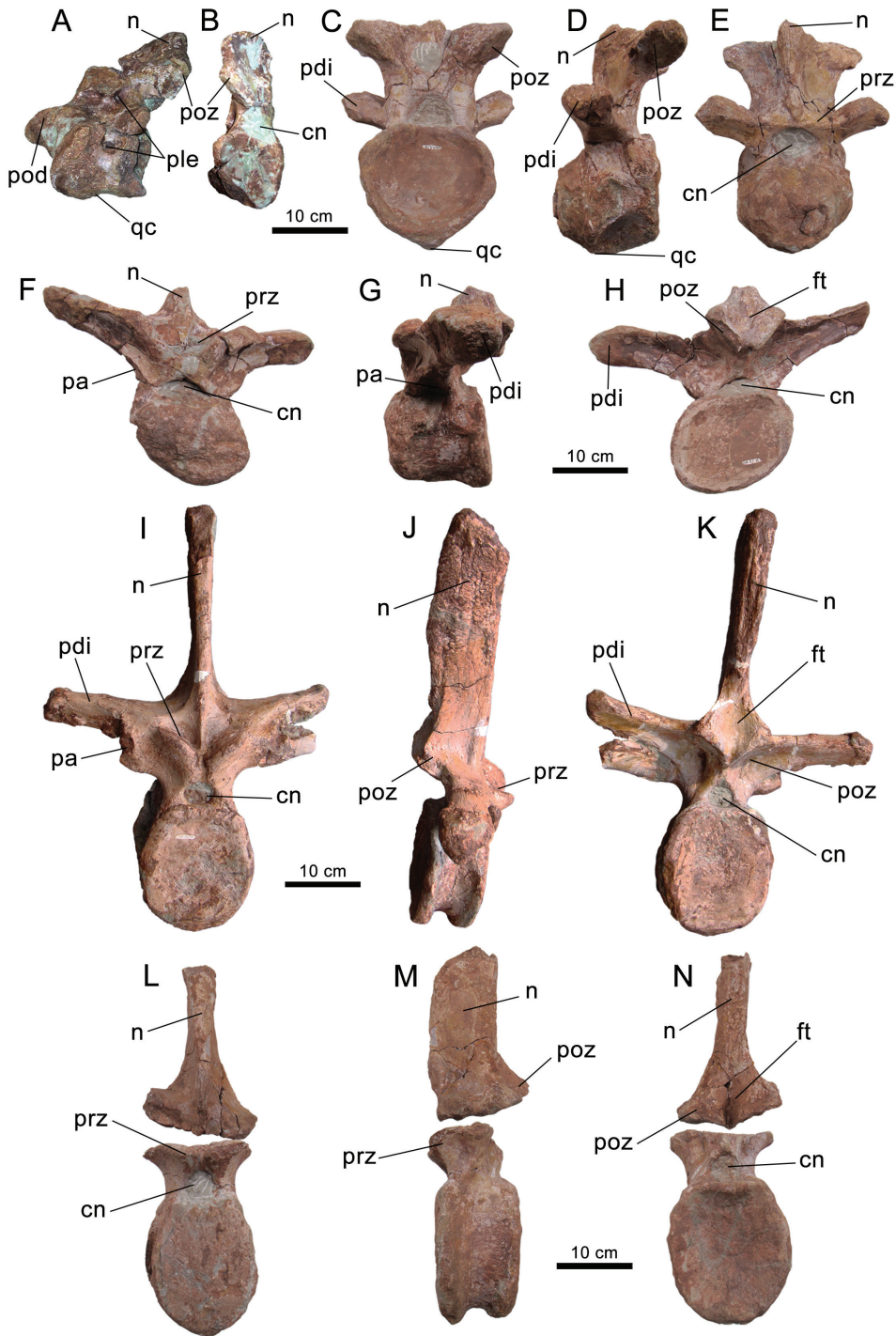


Figura 4.18. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissatensis*. Yacimiento CMP5. A y B; CMP-5/69 axis en vistas lateral y posterior. C-E: CMP-5/10 vértebra cervical posterior en vistas anterior, lateral y posterior. F-H: CMP-5/11 vértebra dorsal anterior en vistas anterior, lateral y posterior. I-K: CMP-5/12 vértebra dorsal media en vistas anterior, lateral y posterior. L-N: CMP-5/70 y CMP-5/27 neurapófisis y centro de vértebra dorsal posterior en vistas anterior, lateral y posterior.

Esqueleto axial. Las vértebras cervicales (CMP-5/02, 10, 25, 26, 51, 66 y 69) son fuertemente opistocélicas con quillas ventrales prominentes. Los arcos vertebrales son robustos con procesos diapofisiarios que soportan las prezigapófisis mientras que los procesos postzigapofisiarios se proyectan caudalmente de forma arqueada. Las espinas neurales, exceptuando la del axis, CMP-5/69 (Fig. 4.18A, B), que se expande dorsal y anteroposteriormente, son crestas poco pronunciadas que incrementan su tamaño en la serie posterior.

CMP-5/11 se interpreta como una vértebra dorsal anterior (Fig. 4.18 F-H), que presenta una deformación latero-ventral. El centro vertebral es ligeramente opistocélico. Las parapófisis se sitúan por encima de la sutura neurocentral. Son dos depresiones verticales, situadas en la zona posterior de la base de las diapófisis. Las prezigapófisis se sitúan sobresaliendo en la zona dorsal de los procesos diapofisiarios. La espina neural está fracturada en su base, aunque se puede apreciar un contorno subtrapezoidal. Los procesos postzigapofisiarios se hallan separados por una depresión que es la foseta tendinosa central.

Las vértebras dorsales medias CMP-5/09, 23 y 31 presentan centros vertebrales altos y estrechos. Son platicélicos o ligeramente anficélicos y presentan carillas articulares de contorno oval. Los procesos diapofisiarios, de sección subtriangular, se levantan y se prolongan hacia atrás más que en la vértebra dorsal anteriormente descrita. Igual ocurre con las parapófisis, que también se sitúan más dorsalmente y son más prominentes. En estas tres vértebras las espinas neurales son proporcionalmente más largas en dirección antero-posterior que en CMP-5/11. Del mismo modo, el pequeño surco, que separa las superficies postzigapofisiarias, es más estrecho y profundo en estas tres vértebras, al igual que la foseta tendinosa que es más profunda. Por su parte, CMP-5/38, 12 (Fig. 4.18 I-K) y 29 se corresponden con vértebras dorsales medias más posteriores y CMP-5/56 y 61 con dos fragmentos de vértebra. Las características generales coinciden básicamente con las vértebras citadas anteriormente, aunque los procesos diapofisiarios comienzan a descender y a horizontalizarse. Las parapófisis reducen su tamaño progresivamente y se van situando debajo de los procesos diapofisiarios. La foseta tendinosa interpostzigapofisiaria va reduciendo su profundidad.

Las vértebras dorsales posteriores (CMP-5/53, 52, 27 y 70, 58 y 30) (Fig. 4.18 L-N) presentan los centros vertebrales más anchos, opistocélicos, con superficies articulares subcirculares y con una muesca dorsal producida por el canal neural. A medida que se acercan al sacro acentúan la opistocelia. Los procesos diapofisiarios están menos desarrollados y prácticamente subhorizontales. Las parapófisis están más reducidas. Las prezigapófisis aún están ligeramente inclinadas ventralmente, mientras que las postzigapófisis son prácticamente paralelas a los procesos diapofisiarios y separadas entre sí por un estrecho canal y una somera foseta tendinosa. Las espinas neurales son comparativamente más cortas.

El sacro (CMP-5/01, Fig. 4.19 A) está formado por siete vértebras fusionadas, de las que seis son verdaderas vértebras sacras mientras que la vértebra más anterior se interpreta como una sacro-dorsal, ya que presenta algunas características de la serie dorsal. La superficie articular anterior del centro vertebral de esta vértebra es convexa y presenta contornos engrosados. El arco vertebral posee grandes prezigapófisis proyectadas hacia adelante. Justo detrás de las prezigapófisis se aprecia el comienzo de los procesos transversos, seccionados a nivel de base. Los centros vertebrales de la parte media del sacro son más estrechos y alargados, mientras que los dos últimos aumentan en tamaño. La superficie ventral de las tres últimas vértebras sacras desarrolla un surco hemal ancho y poco profundo. La superficie articular de la última vértebra sacra es ancha y platicélica, aunque ligeramente cóncava.

CMP-5/17 se interpreta como una vértebra caudal anterior o, preferiblemente, una sacro-caudal (Fig. 4.19 B, C). El centro vertebral es platicélico y relativamente grande e inclinado antero-posteriormente. La superficie articular anterior tiene un contorno subovoidal, con la

base ventral muy ancha. El contorno está engrosado, sobre todo ventralmente. La superficie articular posterior es más circular y cóncava. Los procesos transversos, que se elevan ligeramente, están muy desarrollados y girados anteriormente. Esta singular disposición indica que, desde un punto de vista funcional, esta vértebra estaría implicada en la estructura sacro-pélvica. El arco vertebral está poco desarrollado, con un canal neural pequeño. Las prezigapófisis están muy reducidas e inclinadas ventralmente. Inmediatamente encima de ellas se desarrolla la espina neural, relativamente corta. En la base del borde posterior se sitúan las postzigapófisis que son pequeñas con una ligera foseta tendinosa entre las dos.

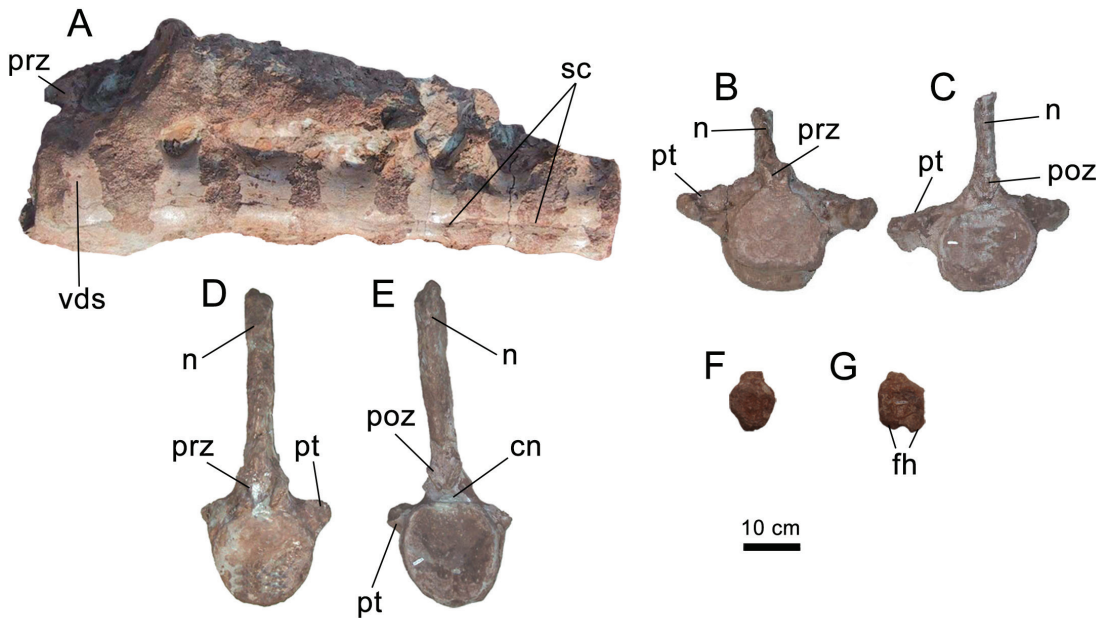


Figura 4.19. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-5. A: CMP-5/1 sacro. B y C: CMP-5/17 vértebra sacro-caudal en vistas anterior y posterior. D y E: CMP-5/8 vértebra caudal anterior en vistas anterior y posterior. F y G: CMP-5/64 centro de vértebra caudal posterior en vistas anterior y lateral.

CMP-5/08 corresponde muy probablemente a una vértebra caudal (Fig. 4.19 D, E) contigua a CMP-5/17 y sus características coinciden con las descritas por Norman (1980) para la primera caudal de *I. bernissartensis*. El centro vertebral está muy desarrollado. Las dos superficies articulares son de contorno subcircular y ligeramente aplanadas. Su contorno dorsal es convexo. No existen superficies articulares hemales. Ambos procesos transversos, fracturados, parten de la región antero-dorsal del centro vertebral. Los pedicelos del arco vertebral son cortos. El canal neural es pequeño. Las prezigapófisis se proyectan por delante de la superficie articular anterior y están separadas, en su base, por el techo del canal neural. Las superficies prezigapofisiarias están prácticamente enfrentadas e inclinadas ventralmente. La espina neural es alta. Las postzigapófisis son pequeñas con las superficies articulares de contorno subovoidal. La foseta central tendinosa es muy pequeña y somera.

Por su parte, CMP-5/64 se interpreta como un centro vertebral de una vértebra caudal posterior (Fig. 4.19 F, G) en la que apenas se esbozan los pedicelos del arco vertebral. El centro vertebral es platicélico, más alto que ancho, de contorno subtrapezoidal, y presenta procesos hemales muy proyectados ventralmente.

Esqueleto apendicular. CMP-5/28 se interpreta como una escápula izquierda prácticamente completa (Fig. 4.20 B, C), ya que solamente carece de un fragmento dorso-distal de la lámina

escapular. En vista lateral el recorrido de la lámina escapular se dirige ligeramente en sentido ventral, sin que, a pesar de la fractura terminal, parezca existir una expansión distal. Su anchura mínima es de 165 milímetros, constante a lo largo de toda la lámina. La longitud total de la escápula (870 milímetros) constituye poco más de cinco veces su anchura mínima, lo que indica una gran robustez. En la lámina los bordes dorsal y ventral son regularmente de sección redondeada y gruesos. La expansión proximal es ancha y masiva. El contorno anterior de la expansión proximal está compuesto de dos regiones. Dorsalmente aparece una sutura rectilínea, seguida por una proyección para el contacto con el coracoides. Ventralmente tiene un trazado cóncavo, limitado posteriormente por una proyección ventral, que constituye la zona escapular de la cavidad glenoidea. Medialmente, en la zona central, se observa la marcada ranura o canal que conecta con el foramen del coracoides. Posteriormente al borde dorsal de la expansión proximal se desarrolla una protuberancia rugosa, dirigida en sentido interno. Podría considerarse como la faceta claviclar (Norman, 1980), o como el proceso acromial (Sanz *et al.* 1982). El borde dorsal continúa formando una cresta reforzada y rugosa que se curva para unirse a la lámina escapular, pudiendo considerarse una incipiente espina escapular (Norman, 1980).

El coracoides izquierdo (CMP-5/48, Fig. 4.20 A, D) está completo y se trata de un hueso masivo y subdiscoidal. Su trazado antero-dorsal es redondeado, más largo que alto (longitud 415 milímetros y altura 310 milímetros). El borde posterior escapular, situado dorsalmente al foramen, es de contorno subtriangular. El contacto del coracoides con la escápula se va ensanchando progresivamente en sentido ventral, hasta alcanzar su máximo desarrollo a la altura del componente coracoidal de la cavidad glenoidea. Ventralmente el coracoides tiene un proceso conspicuo. El foramen del coracoides atraviesa de lado a lado la pieza y no está completamente cerrado. Ventrolateralmente al foramen se observa una gran cicatriz muscular.

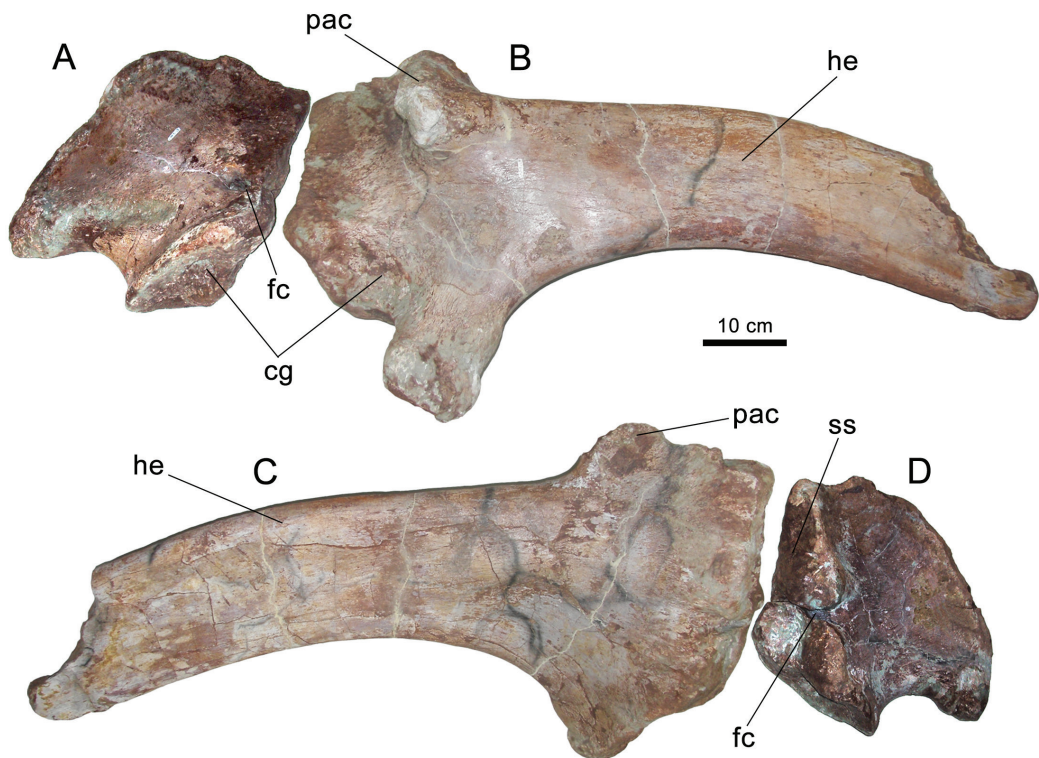


Figura 4.20. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-5. A y D: CMP-5/48 coracoides izquierdo en vistas lateral y medial. B y C: CMP-5/28 escápula izquierda en vistas lateral y medial.

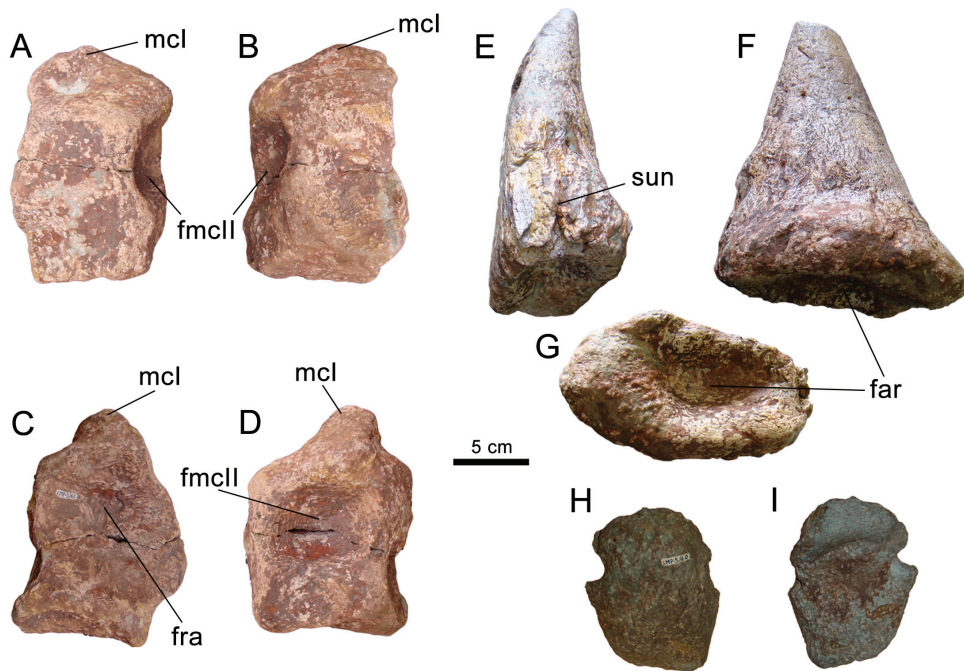


Figura 4.21. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-5. A-D: CMP-5/63 carpal radial derecho en vistas dorsal, ventral, proximal y distal. E-G: CMP-5/03 falange ungueal del dedo I de la mano en vistas lateral, ventral y proximal. H y I: CMP-5/60 falange ungueal del dedo III de la mano en vistas dorsal y ventral.

CMP-5/63 es un elemento muy macizo, de aspecto general de paralelepípedo, que corresponde a parte de los huesos carpales de la extremidad anterior derecha co-osificados (Fig. 4.21 A-D). Según Norman (1980) esta pieza está formada por la fusión de los carpales proximales radial e intermedio indiferenciables y los carpales distales: el carpal I está unido también al metacarpal I, formando una quilla convexa alargada de sección redondeada. Su base se une al radial y al carpal II. Estos últimos, junto con una parte del intermedio y del carpal III, forman en la superficie proximal una gran faceta cóncava para recibir el extremo distal del radio, mientras que en la superficie distal forman una fosa cóncava más pequeña, pero bastante profunda, para recibir el metacarpal II. En el intermedio una cresta oblicua separa la faceta radial de la zona en que contribuye dicho elemento a la faceta ulnar. La superficie proximal del carpal III es bastante plana, para recibir el extremo proximal del metacarpal III. Todas las superficies son muy rugosas.

CMP-5/03 se interpreta como la falange ungueal del dedo I (Fig. 4.21 E-G) que está prácticamente completa, ya que solamente falta una pequeña porción del ápice y tiene una abrasión en la superficie dorsal. Es un elemento subcónico comprimido dorso-ventralmente que se curva además ventralmente. El extremo proximal es amplio, con una faceta articular cóncava y profunda ocupando la zona central de la superficie. Esta faceta está rodeada por un borde grueso y rugoso, ligeramente revertido, especialmente en la zona ventral. Conserva los dos surcos ungueales característicos, el dorsal menos desarrollado.

La falange ungueal del dedo III (CMP-5/60) de la mano izquierda (Fig. 4.21 H-I) se preserva prácticamente completa, ya que el extremo distal parece haber sufrido una ligera abrasión. Se trata de un elemento aplanado, con una ligera torsión y en forma de pezuña. La superficie articular es cóncava dorso-ventralmente y de disposición ligeramente oblicua. En los lados lateral y medial, después del extremo distal, aparecen protuberancias que, en vista ventral, dan una apariencia aflechada. La sección de la superficie dorsal es de contorno convexo-redondeado, mientras que el equivalente de la superficie ventral es cóncavo-convexo. Ambas superficies son muy rugosas.

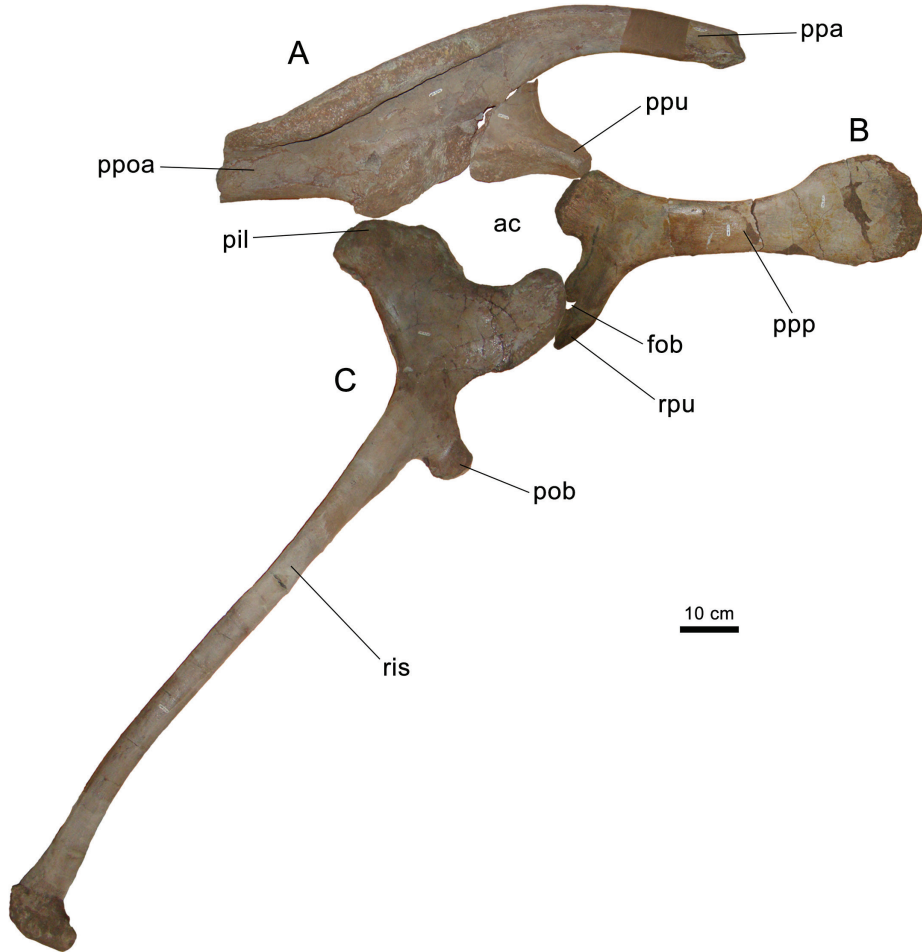


Figura 4.22. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-5. J: CMP-5/18 ilion derecho en vista lateral. B: CMP-5/20 pubis izquierdo en vista lateral invertida. C: CMP-5/49 isquion derecho en vista lateral.

CMP-5/18 y 59 se corresponden con el ilion derecho (Fig. 4.22 A) e izquierdo, respectivamente. CMP-5/18 se encuentra comprimido en sentido dorso-ventral, mientras que CMP-5/59 presenta una compresión lateral. El pedúnculo púbico, así como un fragmento del proceso preacetabular de CMP-5/18, estaban separados del resto del ilion. En el ilion izquierdo no está presente el pedúnculo púbico, mientras que el pedúnculo isquiático está muy deteriorado y comprimido. También está ausente buena parte del proceso postacetabular. A pesar de estas diferencias y el tamaño (ilion derecho 900 milímetros e ilion izquierdo 850 milímetros), los dos iliones son semejantes. Así, el largo proceso preacetabular se orienta en sentido lateroanterior, curvándose ventralmente desde su base. Su sección en la base es subtriangular, para ir aplanándose y girándose distalmente. La superficie lateral es lisa, mientras que la medial tiene una cresta longitudinal, que se dirige hacia casi el extremo distal, reduciéndose progresivamente. El pedúnculo púbico se proyecta anteroventralmente. La parte central del ilion forma una lámina vertical. El borde dorsal es ligeramente convexo, engrosado, ligeramente revertido lateralmente y, a la altura del pedúnculo isquiático, está ligeramente expandido. El pedúnculo isquiático está poco desarrollado lateromedialmente. La superficie medial tiene dos superficies limitadas por una cresta longitudinal. La superficie dorsal es lisa, mientras que en la mitad ventral aparecen las cicatrices del contacto con los procesos transversos de las vértebras sacras. El proceso postacetabular se estrecha distalmente aunque está incompleto en los dos ejemplares.

CMP-5/04 corresponde a un fragmento proximal de isquion izquierdo, mientras que CMP-5/49 corresponde a un isquion derecho completo (Fig. 4.22 C), por lo que se ha optado por describir este último. En el borde ventral del extremo proximal de la diáfisis se encuentra un proceso obturador relativamente delgado y rectangular. Por encima de dicho proceso se desarrolla el pedúnculo púbico, que tiene un contorno, en vista lateral, subtriangular. En sentido anterodorsal, a partir del pedúnculo púbico, se desarrolla el contorno acetabular del isquion, de trazado subcircular. A diferencia del pedúnculo púbico, que es laminar, el pedúnculo iliaco está muy engrosado, con una gran protuberancia situada en sentido postero-dorsal. El isquion tiene una larga diáfisis que descende de manera rectilínea, aunque acaba curvándose ligeramente en el último tercio y ensanchándose en el extremo distal en forma de bota convexa y rugosa. La sección de la diáfisis es subtriangular. La superficie medial del extremo es plana y presenta finos estriados longitudinales. La principal característica que presenta CMP-5/04 es la ausencia del proceso obturador, sustituido por una especie de callo rugoso.

CMP-5/19 se interpreta como un fragmento del pubis derecho en el que están ausentes la parte anterior del proceso o rama prepública y todo el proceso o barra postpública. Contrariamente, el pubis izquierdo (CMP-5/20) está prácticamente completo (Fig. 4.22 B), ya que solamente está ausente la barra postpública. La rama prepública es robusta y consiste en una larga lámina lateralmente comprimida y expandida distalmente. El borde distal curvado presenta estrías que penetran ligeramente en la superficie lateral, mientras que cubren toda la superficie medial. En la región acetabular el engrosado proceso dorsal o iliaco tiene una superficie rugosa de sección subtriangular. A partir de este proceso, medialmente, se desarrolla el contorno acetabular. La mayor parte de este contorno está formado por el proceso isquiático, en el que se sitúa un foramen obturador abierto, de grandes dimensiones. La barra postpública está fracturada a nivel de base.

Discusión

Atendiendo a la propuesta de Norman (2015) el ejemplar de CMP-5 puede considerarse como un *Iguanodontia* por compartir: presencia de dientes mandibulares con coronas que presentan un patrón de crestas formado por una cresta primaria moderadamente agrandada y desplazada distalmente y, un número variable de crestas adicionales; dientes maxilares con coronas que presentan con una cresta primaria prominente y desplazada distalmente; un proceso preacetabular del pubis en forma de lámina lateralmente comprimida y de lados paralelos; un isquion en el que la diáfisis es arqueada y de sección cilíndrica y un proceso obturador situado proximalmente.

A su vez CMP-5 comparte ocho caracteres que diagnostican a *Ankylopollexia* (*sensu* Norman, 2015). Estos caracteres son los siguientes:

- Rama del dentario robusta y de lados paralelos (carácter 47.2).
- Coronas dentales mandibulares más anchas que las maxilares (carácter 56.2).
- Morfología de las coronas dentales mandibulares en vista lingual comprimidas mesiodistalmente y en forma de diamante (carácter 60.3).
- Coronas de los dientes maxilares de forma lanceolada e igual a las coronas de dientes mandibulares opuestos (carácter 67.2).
- Espinas neurales de las vértebras dorsales más altas que anteroposteriormente alargadas (carácter 72.3).
- Acromion de la escápula en forma de J (carácter 75.2).
- Metacarpal I corto, en forma de bloque y osificado a los carpales (carácter 82.2).
- Falange ungueal del dedo I de la mano cónica (carácter 85.2).

El ejemplar CMP-5 comparte seis caracteres no ambiguos que diagnostican *Styracosterna* (*sensu* Norman, 2015):

- Fenestra y fosa anteorbital del maxilar reducida (carácter 10.3).
- Sutura maxilo-yugal formando una estructura de hendidura digitada (carácter 20.2).
- Dentición posterior que se extiende medialmente hasta la base del proceso coronoides (carácter 50.2).
- Denticulos marginales de los dientes forman salientes curvados con mamelones (carácter 58.2).
- Coronas de los dientes mandibulares inclinadas distalmente (carácter 61.2).
- Vértebras cervicales opistocélicas (carácter 70.1).
- Serie anterior de las vértebras dorsales ligeramente opistocélicas (carácter 71.2).
- Acromion de la escápula en forma de J en vista lateral (carácter 75.2).

Norman (2015) propone la monofilia de grupo que identifica como “Iguanodontoides” en el que se incluyen *Proa*, *Jinzhouosaurus*, *Bolong*, *Barilium*, *Mantellisaurus*, *Iguanodon* junto con tres taxones basales *Batyrosaurus*, *Hypselospinus* y *Ouranosaurus*, advirtiendo que el grupo está pobremente soportado. Aún así el grupo estaría sustentado por ocho sinapomorfías, de las cuales, cuatro se pueden constatar en el ejemplar CMP-5:

- Proceso coronoides del dentario perpendicular al eje longitudinal del dentario. (carácter 48.2).
- Proceso coronoides expandido en el ápice. (carácter 49.1).
- Falange ungueal del dedo I de la mano alargada, transversalmente comprimida y triangular en vista lateral. (carácter 80.4).
- Proceso preacetabular del ilion retorcido a lo largo de su longitud de forma que la superficie lateral se sitúa dorsolateralmente (carácter 88.1).

Los siguientes caracteres considerados como potenciales autapomorfías de *Iguanodon bernissartensis* por Norman (2012) que forman parte de la combinación de caracteres que diagnostican a este taxón y que están presentes en el ejemplar de CMP-5:

- Rama del dentario masiva, robusta y recta.
- Centros vertebrales de las vértebras dorsales aumentan la opistocelia a medida que se acercan al sacro.
- Centros vertebrales dorsales son generalmente altos y estrechos en vista lateral y axial, con la superficie ventral transversalmente redondeada; las dorsales posteriores mantienen superficies altas, pero se ensanchan y se vuelven casi circulares (con una muesca dorsal realizada por el canal neural), produciendo una superficie articular en forma de corazón en vista axial.
- Sacro formado por ocho vértebras fusionadas, con un ancho surco ventral en las vértebras más posteriores (en CMP-5/01 aunque las vértebras fusionadas son 7, la vértebra caudal CMP-5/17 formaría parte del sacro, por lo que la composición del sacro sería de 8 vértebras).
- Lámina escapular tiende a ser ligeramente expandida distalmente y moderadamente curvada en vista lateral, con la parte proximal de la escápula expandida y masiva, adyacente a la sutura escapulocoracoidal y al glenoide.
- Coracoides masivo y abombado, con un foramen coracoidal que forma una escotadura pronunciada, situada en la sutura escapulocoracoidal cuando se ve externamente.
- Carpales densamente co-ossificados.

- Falange ungueal del dedo I larga y cónica con una ligera curvatura medial a lo largo de su longitud.
- Proceso preacetabular del ilion con una base robusta y de sección triangular; la rama se proyecta anteriormente y se desvía ventralmente, mientras su superficie lateral se va curvando dorsalmente hacia su punta (ésta es aplanada y ligeramente expandida); el margen dorsal es esencialmente convexo en vista lateral y está notablemente engrosado transversalmente, en mayor medida sobre el pedúnculo isquiático el cual no está fuertemente expandido lateralmente.
- Proceso anterior del pubis robusto en el que la región proximal es estrecha, relativamente alargada y comprimida transversalmente, que pasa a ser lateralmente comprimida distalmente y se expande dorsal y ventralmente.

La presencia en el ejemplar de CMP-5 de todos estos caracteres diagnósticos de este taxón y la ausencia de una combinación de caracteres exclusiva, permiten asignar este ejemplar al taxón *I. bernissartensis* Boulenger in Van Beneden, 1881.

Ejemplar CMP-9. En este apartado se presenta un trabajo de investigación en el que se describe un nuevo ejemplar de *I. bernissartensis* en base materiales osteológicos de una carcasa parcial hallada en el yacimiento CMP-9 de la Cantera del Mas de la Parreta. No obstante sólo se han descrito los elementos que han permitido una determinación taxonómica más precisa. Uno de estos elementos, el coracoides (CMP-9/13) presenta una de las autapomorfías propuesta por Norman (2012) para el estiracosterno *I. bernissartensis*. CMP-9/13 presenta un foramen coracoidal que da lugar a una hendidura muy marcada que se localiza en la sutura escapulocoracoidal. Esta hendidura es muy evidente en vista lateral (Fig. 23 A). Además de esto, el resto de los elementos analizados permiten determinar que el ejemplar CMP-9 presenta una combinación de caracteres (morfología de los dientes mandibulares y maxilares, proceso coronoides perpendicular al cuerpo del dentario, centro vertebral dorsal alto y estrecho y con la superficie ventral redondeada transversalmente, lámina de la escápula modestamente curvada con región proximal expandida y robusta) compatible con la que presenta *I. bernissartensis* (*sensu* Norman, 2012).

Referencia: Gasulla, J.M., Ortega, F., Sanz, J.L., Escaso, F. y Pérez-García, A. 2010. Un nuevo ejemplar de *Iguanodon bernissartensis* (Dinosauria: Ornithopoda) del Aptiense inferior de Morella (Castellón, España). Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ), 9: 142-145.

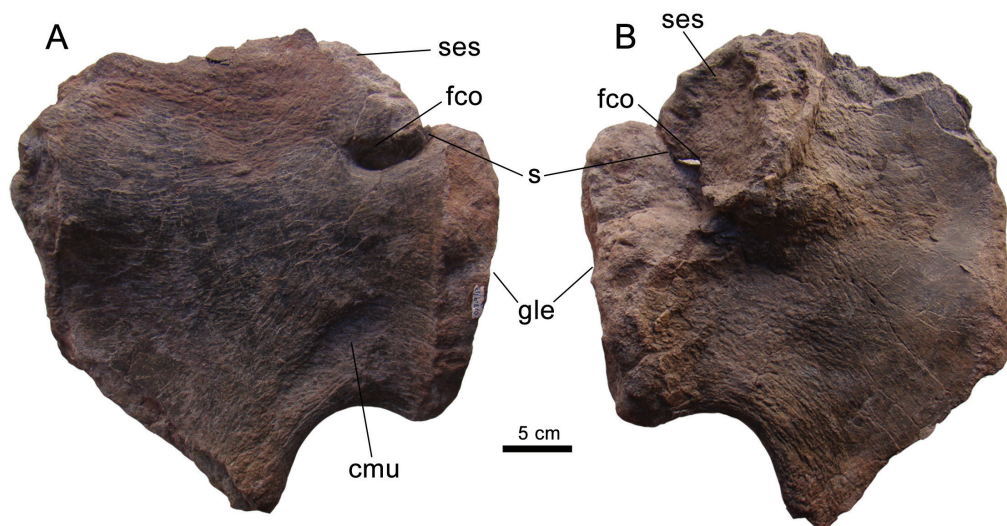


Figura 4.23. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-9: A y B: CMP-9/13 coracoides izquierdo en vistas lateral y medial.

Un nuevo ejemplar de *Iguanodon bernissartensis* (Dinosaurio: Ornithopoda) del Aptiense inferior de Morella (Castellón, España)

A new specimen of *Iguanodon bernissartensis* (Dinosauria: Ornithopoda) from the lower Aptian of Morella (Castellon, Spain)

J.M. Gasulla¹, F. Ortega², J.L. Sanz¹, F. Escaso¹ y A. Perez-García¹

¹ Unidad de Paleontología. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. C/ Darwin, 2. Universidad Autónoma de Madrid. Cantoblanco, 28049 Madrid. jm.gasulla@gmail.com

² Facultad de Ciencias. UNED. c/ Senda del Rey, 9. 28040 Madrid. fortega@ccia.uned.es

Resumen: Se describen los restos de un ejemplar de un dinosaurio ornitópodo, recogidos en el yacimiento CMP-9 de la Cantera del Mas de la Parreta de Morella (Castellón). Dicho yacimiento se localizó en niveles de limolitas rojas y abigarradas de la Formación Arcillas de Morella, perteneciente al Aptiense inferior. Se recuperaron materiales esqueléticos craneales y postcraneales, probablemente de parte de una única carcasa desarticulada de un individuo, junto con algunos elementos aislados de otros vertebrados (cocodrilos y dinosaurios terópodos). Aunque parte de los materiales de la carcasa están muy alterados por compresiones y abrasiones, hay suficientes elementos esqueléticos analizables como para permitir atribuirlos al dinosaurio ornitópodo *Iguanodon bernissartensis*.

Palabras clave: Formación Arcillas de Morella, Aptiense inferior, *Iguanodon*

Abstract: The remains of a specimen of an ornithopod dinosaur are described. They correspond to the fossil site CMP-9 at the "Mas de la Parreta" Quarry of Morella (Castellon, Spain). This fossil site was located in red and versicolour limolites from the "Arcillas de Morella" Formation, early Aptian in age. Part of the recovered skeletal cranial and postcranial remains, probably belong to a partial disarticulated skeleton of a unique specimen, along with some isolated elements of other vertebrates (crocodiles and theropod dinosaurs). Although a part of the fossils are distorted because of compressions and abrasions, the available skeletal elements are enough to attributethem to the ornithopod dinosaur *Iguanodon bernissartensis*

Key words: "Arcillas de Morella" Formation, early Aptian, *Iguanodon*

INTRODUCCION

Desde su apertura en el año 2000 la Cantera del Mas de la Parreta de Morella (Castellón) ha contribuido notablemente al incremento de la colección de vertebrados fósiles procedentes de la formación Arcillas de Morella. Once localizaciones diferentes, además de varios materiales aislados, han permitido el estudio de su fauna fósil y su comparación con el registro previo, consiguiendo en algunos casos una aproximación taxonómica más precisa, y en otros la confirmación de atribuciones anteriores. Este último caso corresponde al registro fósil del dinosaurio ornitópodo *Iguanodon*, cuya presencia es muy frecuente en los niveles de la Formación Arcillas de Morella (Gasulla, 2005; Gasulla et al., 2009).

La presencia de restos de ornitópodos asignables a *Iguanodon* en la Cantera del Mas de la Parreta se ha podido constatar en prácticamente la totalidad de los yacimientos, aunque, en algunos casos, la insuficiente información del material o su escasez limitan su asignación. Sin embargo algunos yacimientos han aportado un número elevado de restos pertenecientes a

carcasas individuales de ejemplares de ornitópodos que han permitido una atribución precisa, como es el caso del yacimiento CMP-5, cuyos materiales se han atribuido a *Iguanodon bernissartensis* (Gasulla et al., 2009). Otros dos yacimientos de la cantera permiten la atribución de los ejemplares al menos a nivel genérico, como son CMP-11 (en fase de estudio) y CMP-9. En este trabajo se analizan los restos del ejemplar excavado en el yacimiento CMP-9, analizado en el presente trabajo.

MARCO GEOLOGICO

Los yacimientos de la Cantera del Mas de la Parreta se localizan en la subcuenca de Morella, y están integrados en la Formación Arcillas de Morella, de edad Aptiense inferior basal. La Formación Arcillas de Morella está constituida principalmente por materiales sedimentarios siliciclásticos de medios transicionales y continentales, depositados en una llanura fangosa deltaica condicionada por un clima principalmente árido y con épocas lluviosas puntuales (Gámez et al., 2003).

CMP-9 se sitúa prácticamente hacia el techo del paquete central de la Formación, en niveles de limolitas arcillosas rojas, con intercalaciones verdosas y abigarradas, todas ellas de granulometría fina. En términos paleoambientales el yacimiento correspondería a un suelo hidromorfo en condiciones de baja energía e integrado en la llanura de inundación. CMP-9 contiene elementos que se interpretan como pertenecientes a una carcasa desarticulada de un único individuo (Fig. 1), asociada a otros materiales aislados como dos dientes asignados a un terópodo espinosaurio, un diente asignado a un terópodo indeterminado no espinosaurio, seis elementos atribuibles a cocodrilos (placas dérmicas, vértebras y un fragmento mandibular), 2 posibles gastrolitos y 8 posibles coprolitos. Gran parte de los restos presentan distorsiones por compresión y abrasión.

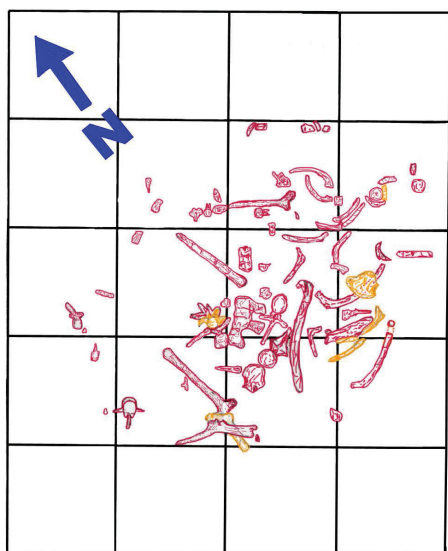


FIGURA 1. CMP-9, situación planimétrica de los principales restos. Los cambios de color de las piezas sirven para diferenciarlas. Escala: 1m².

SISTEMATICA PALEONTOLOGICA

DINOSAURIA Owen, 1842
 ORNITHISCHIA Seeley, 1888
 ORNITHOPODA Marsh, 1881
 IGUANODONTIA Dollo, 1888
Iguanodon Mantell, 1825
Iguanodon bernissartensis Boulenger, 1881

Localidad: Yacimiento Cantera del Mas de la Parreta 9 (CMP-9), Morella, Castellón, España. Todos los elementos se han recuperado en las labores de seguimiento paleontológico de una explotación minera de arcillas para uso industrial.

Horizonte: Formación Arcillas de Morella, Aptiense inferior basal.

Material del yacimiento: 118 restos fósiles identificables que se interpretan como pertenecientes a una carcasa de un único individuo. El conjunto consiste en: 14 elementos craneales y mandibulares (fragmentos de la región occipital del cráneo, del pterigoides y del cuadrado, fragmentos de los dentarios y del surangular derecho, piezas dentales maxilares y mandibulares); 93 piezas o fragmentos del esqueleto axial (vértebras, costillas, dos fragmentos de sacro, chevrones y ligamentos osificados); 3 elementos de cintura escapular (escápula derecha y ambos coracoides) y 4 de la cintura pélvica (fragmentos de ilion izquierdo, del pubis derecho y de ambos isquiones) y 4 elementos apendiculares de las extremidades posteriores (dos fémurs y dos falanges). Ejemplar depositado provisionalmente en el Museo de Arte Rupestre de la Valltorta (Tirig, Castellón).

Descripción: Se describen solamente los materiales que aportan información taxonómica relevante.

Cuadrado. Se trata de la zona central de un cuadrado derecho en el que está ausente parte de la región dorsal y el cóndilo articular mandibular. Se puede observar gran parte del foramen paracuadrático así como el proceso para la sutura con el pterigoides.

Dentarios. CMP-9/6 corresponde a un fragmento posterior del dentario derecho con parte del proceso coronoides. Lateralmente se aprecia la pared dorso-lateral. Medialmente se distinguen varios alvéolos dentales hasta la base del proceso coronoides. CMP-9/28 corresponde a un fragmento posterior de dentario izquierdo con el proceso coronoides casi completo y ligeramente inclinado posteriormente. El cuerpo del dentario presenta una superficie dorso-lateral con cuatro forámenes nutricios y medialmente las paredes alveolares con hasta once filas dentales.

Surangular. CMP-9/67 es un fragmento anterior del surangular derecho. Se aprecia el borde que contacta con el dentario. También se observa el foramen surangular y parte del cotilo que articula con el cuadrado.

Dentición. CMP-9/3, 39, 92, 94 y 95 son dientes mandibulares. Presentan una corona con una cara lingual ancha y en forma de escudo, con dos crestas verticales primaria y secundaria. El esmalte forma una capa delgada labialmente y gruesa lingualmente. Los denticulos marginales son robustos y curvados con el borde mamilar. CMP-9/9 y 93 son dientes maxilares. Presentan una corona en forma de rombo alargado, más estrecha que las coronas mandibulares. Tienen una cresta primaria muy prominente de posición retrasada y algunas débiles crestas terciarias. El esmalte forma una capa delgada lingualmente y espesa labialmente. Los

denticulos marginales son robustos y con el borde mamilado.

Vértebra dorsal media. CMP-9/ 16 se interpreta como una vértebra dorsal media de posición entorno a la 8ª-9ª, ya que presenta las parapófisis grandes y cercanas a las prezigapófisis. Los procesos diapofisiarios son alargados y están ligeramente inclinados dorsalmente. La neurapófisis es alta, siendo su altura más del doble que su longitud.

Escápula. CMP-9/33 es una escápula derecha con una fuerte distorsión compresiva y en la que está ausente parte de la región proximal y un fragmento distal. Sin embargo, proximalmente se aprecia la cavidad glenoidea y el prominente acromion en el margen anterior. La hoja escapular está ligeramente curvada y los bordes son subparalelos, no apreciándose expansión distal.

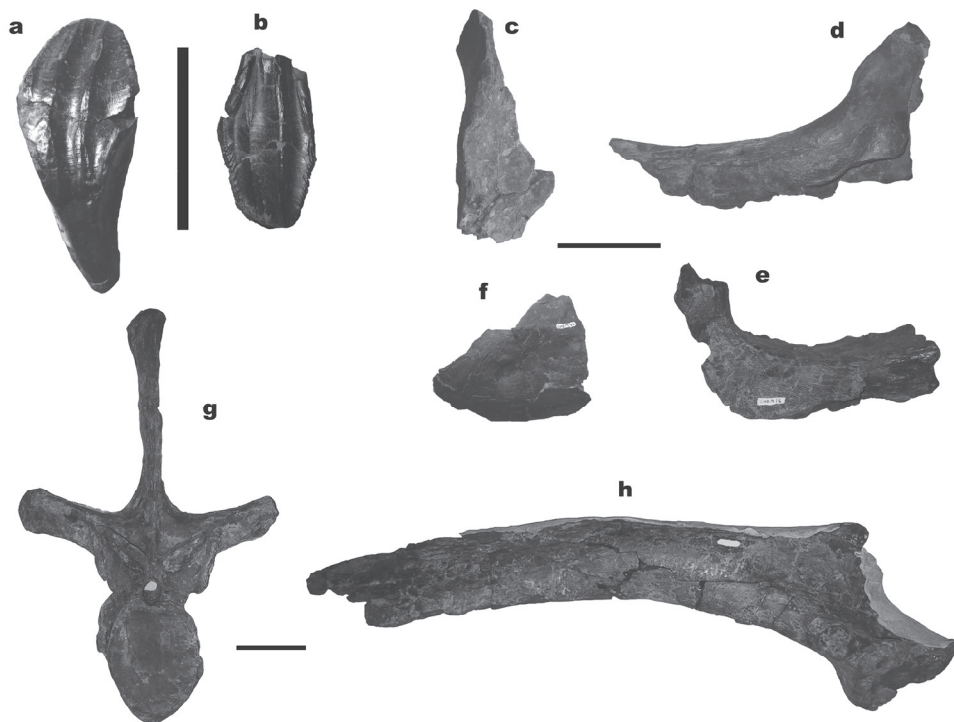


FIGURA 2. Restos descritos del yacimiento CMP-9. *Iguanodon* sp.: a, diente mandibular, vista lingual; b, diente maxilar, vista labial. Escala = 5 cm. c, cuadrado derecho, vista anterior; d, dentario izquierdo, vista lateral; e, dentario derecho, vista lateral; f, surangular derecho, vista lateral. Escala = 10cm. g, vértebra dorsal media, vista anterior; h, escápula derecha, vista lateral. Escala = 10 cm.

Los elementos de la cintura pélvica, generalmente, son muy diagnósticos en el grupo, pero la naturaleza incompleta de dichos elementos en el ejemplar CMP-9 no permite aportar información a la discusión.

DISCUSION

La presencia de un foramen paracuadrático en el cuadrado es una característica presente en *Dryosaurus*, *Iguanodon* y otros taxones próximos como *Ouranosaurus*, *Lurdusaurus* o *Altirhinus*. Sin embargo esta condición no esta presente ni en iguanodontios basales, como *Tenontosaurus*, *Rhabdodon* o *Camptosaurus*, ni en iguanodontios más derivados, como los hadrosaurios (Norman, 2002, 2004).

Aunque están incompletos, los dentarios conservan el proceso coronoides. Este proceso es alto, oblicuo, proyectado lateralmente y con dentición en su base, lo que se considerada como la condición primitiva para iguanodontios basales. Sin embargo el ejemplar atribuido a *Mantellisaurus* (*Iguanodon*) *atherfieldensis* (sensu Paul, 2008) presenta un proceso coronoides largo, digitado y perpendicular, que se considera como la condición derivada (Norman, 2002).

En el surangular la existencia de un foramen cercano a la cavidad glenoidea se considera una condición primitiva presente en los iguanodontios basales pero ausente en los hadrosaurios (Norman, 2002). Pero un foramen accesorio cercano al borde de

sutura con el dentario es un carácter primitivo que está presente en todos los iguanodontios basales salvo en *Iguanodon*, *Mantellisaurus* y en los hadrosaurios (Kobayashi and Azuma, 2003).

La morfología dental de CMP-9 es indistinguible de aquella que presentan *Iguanodon*, *Mantellisaurus*, *Ouranosaurus* y los iguanodontios derivados no hadrosaurios. Las novedades evolutivas que los diferencian de los iguanodontios basales son: los denticulos marginales de las coronas dentarias curvados y con el borde mamilar, la menor anchura de las coronas maxilares respecto a las dentarias y la forma alargada romboidal de las coronas maxilares (Norman, 2002).

Exceptuando las especies de menor tamaño (principalmente los drosauridos), los iguanodontios incrementan la altura de las neurapófisis de las vértebras dorsales a medida que se aproximan al sacro Norman, 2004), siendo extraordinariamente alargadas en *Ouranosaurus* (Taquet, 1976) y en algunos hadrosaurios lambeosaurinos (Horner et al., 2004)

La escápula de CMP-9 es similar a la de *Iguanodon bernissartensis* y otros iguanodontios cercanos, exceptuando a *Mantellisaurus* que, siendo recta y expandida distalmente, mantiene la condición primitiva en su morfología (Gasulla et al., 2009).

El material del ornitópodo de CMP-9 presenta una morfología similar a *I. bernissartensis* y al ejemplar CMP-5, atribuido a esta especie y presenta diferencias con *Mantellisaurus* en la morfología del dentario y la escápula. A pesar de la escasez de información sobre el ejemplar y al deficiente estado de conservación de algunos caracteres se considera que existen evidencias suficientes para determinar al ejemplar CMP-9 como *Iguanodon bernissartensis*.

CONCLUSION

Se presentan los restos recuperados en el yacimiento CMP-9 de la Cantera del Mas de la Parreta de Morella, Castellón. Este yacimiento junto con los otros diez localizados se hallaron en niveles pertenecientes a la Formación Arcillas de Morella datados como Aptiense inferior.

El material del yacimiento está compuesto por restos de una carcasa desarticulada (118 elementos identificables) de un dinosaurio ornitópodo junto con restos aislados de otros vertebrados (cocodrilos, terópodos, ?gastrolitos y coprolitos). El material descrito corresponde a un fragmento de cuadrado, dos fragmentos posteriores de los dentarios, un surangular, piezas dentales maxilares y mandibulares, una vértebra dorsal media y una escápula.

El material descrito permite considerar el ejemplar de CMP-9 como *Iguanodon bernissartensis*.

REFERENCIAS

- Gámez, D, Panciotti, P., Colombo, F y Salas, R. (2003): La Formación Arcillas de Morella (Aptiense inferior), Cadena Ibérica Oriental: Caracterización sedimentológica. *Geogaceta*, 34: 191-194.
- Gasulla, J. M. (2005): Los dinosaurios de Morella (Castellón, España): historia de su investigación. *Revista Española de Paleontología* N.E. X, 29-38.
- Gasulla, J.M.; Sanz, J.L.; Ortega, F.; Escaso, F. (2009): *Iguanodon bernissartensis* from the Early Aptian of Morella (Castellón, Spain). Programme, Abstracts and Field Trips Guidebook. European Association of Vertebrate Palaeontologists Extraordinary Meeting: Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: New perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems. Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels, February 9-14, 2009
- Horner, J.R., Weishampel, D.B. and Forster, C.A. (2004): Hadrosauridae. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. Eds. *The Dinosauria*, 2nd ed. Univ. of California Press, Berkeley, Los Angeles and London, 438-463.
- Kobayashi, Y. and Azuma, Y. (2003): A new iguanodontian (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of Fukui Prefecture, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(1): 166-175.
- Norman, D.B. (2002): On Asian ornithopods (Dinosauria: Ornithischia). 4. *Probactrosaurus Rozhdestvensky*, 1966. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 136: 113-144.
- Norman, D.B. (2004): Basal Iguanodontia. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. Eds. *The Dinosauria*, 2nd ed. Univ. of California Press, Berkeley, Los Angeles and London, 413-437.
- Paul, G.S. (2008): A revised taxonomy of the iguanodont dinosaur genera and species. *Cretaceous Research*, 29: 192-216.
- Taquet, P. (1976): Géologie et Paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger). *Cahiers de Paléontologie. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique*, Paris: 191 pp.

Ejemplares CMP-II. Del abundante material fósil que se ha localizado en el yacimiento CMP-II, se ha podido realizar el estudio sistemático de dos maxilares derechos pertenecientes a dos individuos de tamaño semejante (ver apartado XXX). En el estudio llevado a cabo se ha podido constatar la existencia en ambos maxilares de suficientes caracteres morfológicos que permiten atribuirlos a *I. bernissartensis* (Gasulla *et al.*, 2014). Además este estudio aporta nueva información, hasta el momento desconocida, sobre la morfología de los maxilares de este taxón.

No obstante en el yacimiento se han recuperado una serie de materiales fósiles ,aún en fase de preparación, que de manera preliminar se describen y discuten en esta tesis.

Descripción

CMP-II-3 (Fig. 4.24) corresponde a la parte central y proximal de un dentario izquierdo con presencia de, al menos, 14 familias dentales. En la zona posteroventral de la superficie lateral de la rama del dentario aparece una depresión circular anómala. CMP-II-4 (Fig. 4.25) corresponde al fragmento posterior de un dentario derecho con el proceso coronoides. En el yacimiento, también se recogieron un pequeño fragmento de dentario con dentición y un número importante de piezas dentales aisladas completas. Los dientes maxilares corresponden al maxilar izquierdo, mientras que los dientes del dentario son de ambos lados. Todos presentan las mismas características que los descritos en el ejemplar CMP-5.

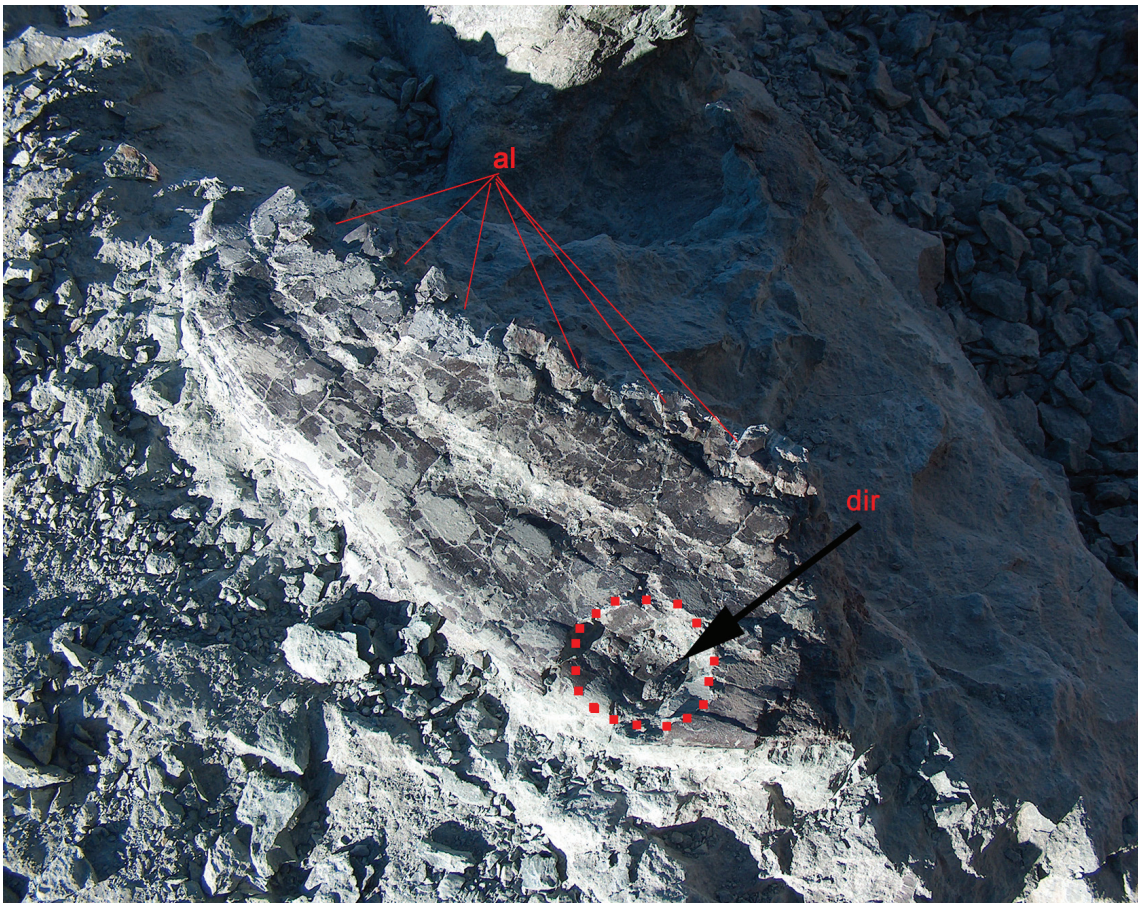


Figura 4.24. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-II. CMP-II/3 Fragmento de dentario izquierdo en el yacimiento.

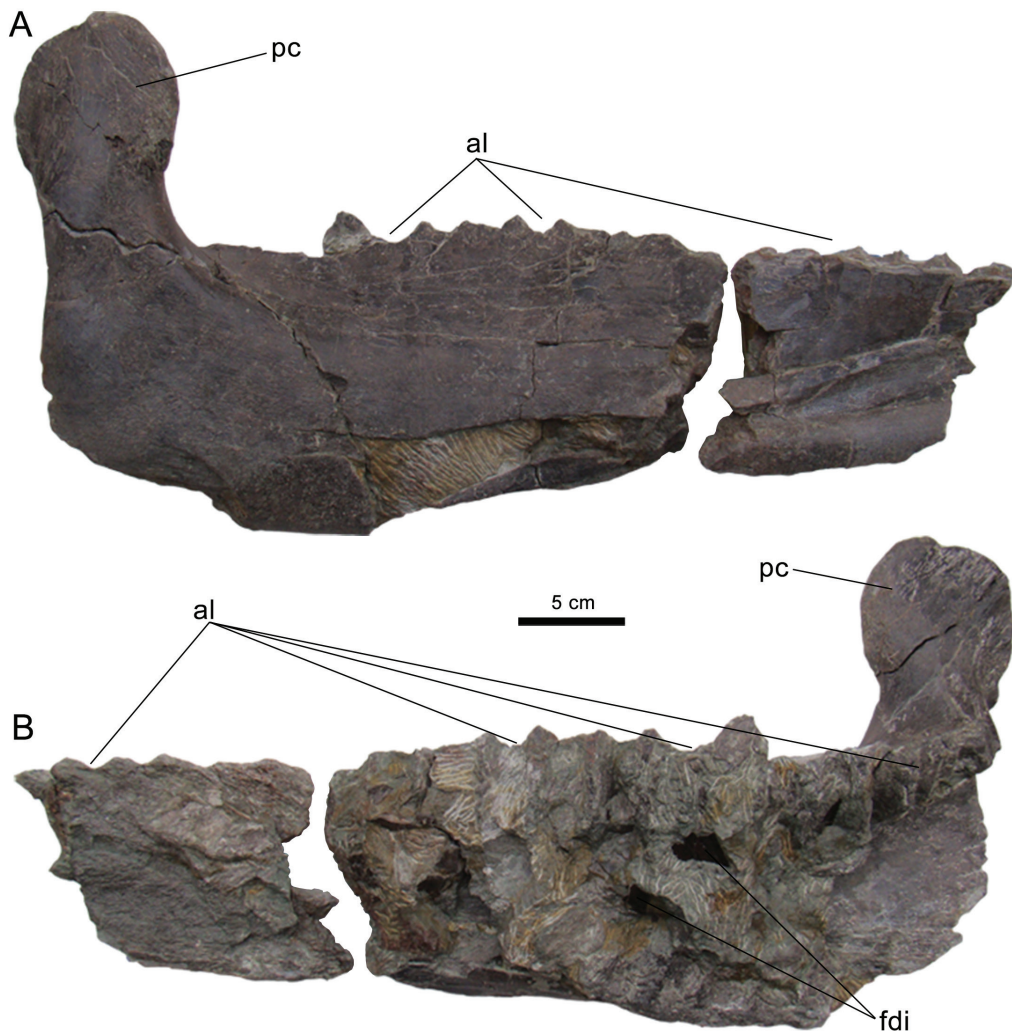


Figura 4.25. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-I I. A y B: CMP-I I/4 fragmento de dentario derecho en vistas lateral y medial.

En cuanto al esqueleto axial se localizaron diversos elementos. Así de la región cervical, se recuperaron vértebras y costillas (Fig. 4.26). Las vértebras son fuertemente opistocélicas con quillas ventrales muy marcadas. Los arcos vertebrales son robustos con procesos diapofisiarios que soportan las prezigapófisis mientras que los procesos postzigapofisiarios se proyectan posteriormente formando un arco. Las espinas neurales son crestas poco pronunciadas que incrementan su tamaño en la serie posterior (Fig. 4.26 A). La primera costilla cervical (CMP-I I/12) es una simple barra (Fig. 4.26 B), mientras que las siguientes (CMP-I I/13, 14 y 15) presentan un proceso bifurcado, en forma de V y una diáfisis curva que acaba de forma apuntada (Fig. 4.26 D, E).

De la región dorsal también se recuperaron algunas vértebras y costillas bastante completas o en grandes fragmentos. Hay vértebras dorsales anteriores y medias, al igual que costillas. Las vértebras tienen centros altos y estrechos y la configuración opistocélica va disminuyendo, pasando a ser platicélica o ligeramente anficélica a lo largo de la serie dorsal. Los procesos diapofisiarios se van horizontalizando y las espinas neurales crecen en sentido anteroposterior y en altura.

De la serie caudal destaca una vértebra anterior, CMP-11/5 (Fig. 4.26F). Presenta un centro vertebral grande, subovoidal, ligeramente anficélico y con facetas hemales tanto anterior como posteriormente. Los procesos transversos son largos, comprimidos dorsoventralmente, anchos anteroposteriormente y se dirigen lateral y centralmente. El arco vertebral es relativamente pequeño al igual que las zigapófisis, situándose las postzigapófisis en la base de la espina neural. La espina neural es muy alta y está dirigida posteriormente.

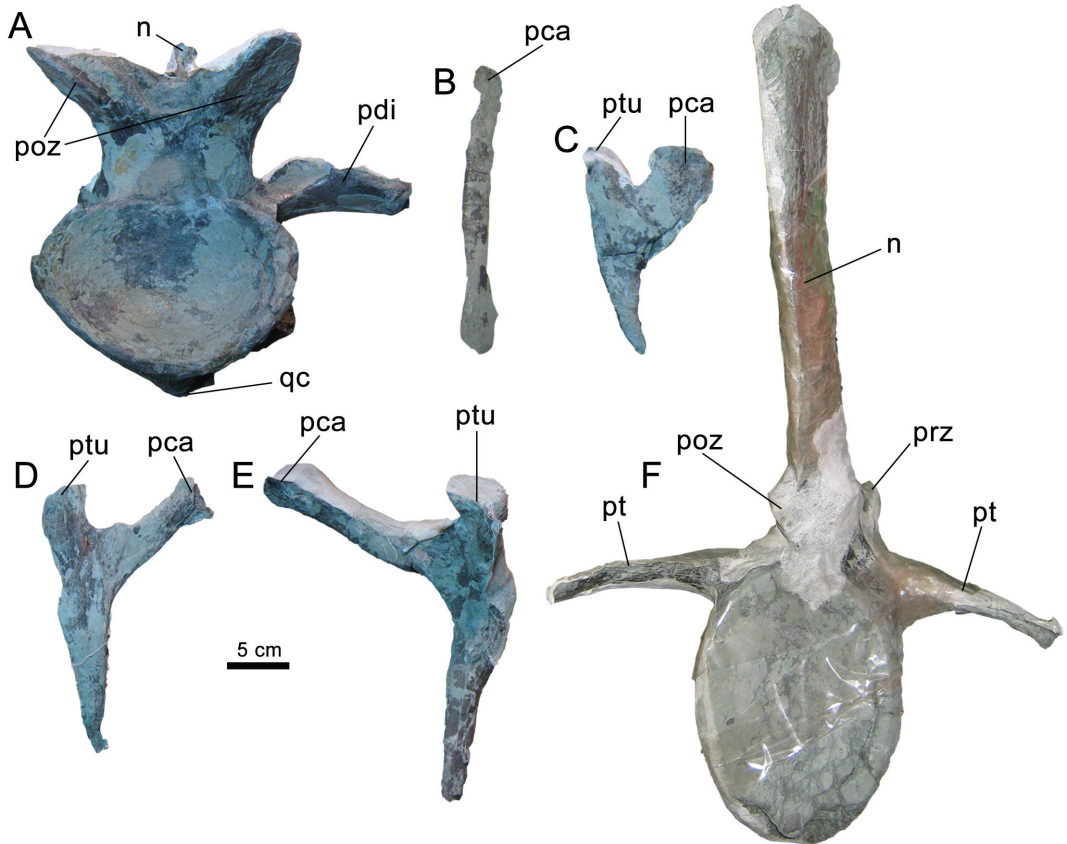


Figura 4.26. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-11 elementos axiales. A: CMP-11/11 vértebra cervical en vista posterior. B: CMP-11/12 costilla del atlas en vista lateral. C: CMP-11/13 costilla cervical anterior en vista posterior. D: CMP-11/14 costilla cervical media en vista posterior. E: CMP-11/15 costilla cervical posterior en vista posterior; F: Vértebra caudal anterior en vista posterior.

Los fragmentos de ligamentos osificados son muy abundantes aunque muy fracturados, localizándose por toda la matriz arcillosa del yacimiento. Los fragmentos de mayor tamaño localizados tienen unas longitudes de entre 200 y 250 milímetros. En el yacimiento también se han recuperado fragmentos pertenecientes a chevrones.

En relación a restos fósiles pertenecientes al esqueleto apendicular se pueden destacar distintos elementos tanto de la cintura escapular, la cintura pélvica como de las extremidades.

En cuanto a la cintura escapular se recuperaron una escápula derecha completa, un fragmento de lámina escapular izquierda y un coracoides bastante deteriorado. La escápula, CMP-11/6, presenta una región proximal bien desarrollada y ancha con el proceso acromial situado dorsalmente y dirigido anteriormente. La lámina escapular es larga y regularmente ancha, los bordes dorsal y ventral son subparalelos sin una significativa expansión distal (Fig. 4.27).

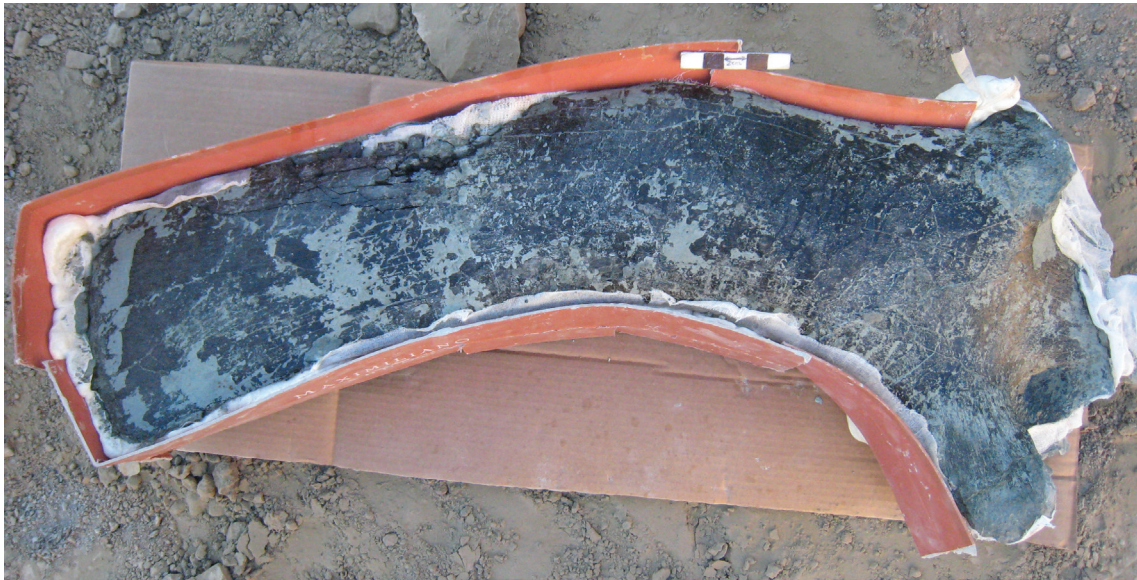


Figura 4.27. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-11. CMP-11/6 escápula derecha en el yacimiento con armazón protector.

Los restos hallados pertenecientes a elementos de la cintura pélvica son muy fragmentarios. Se han podido determinar fragmentos pertenecientes a la lámina ilíaca y una parte del proceso preacetabular de un ilion izquierdo, la región proximal de un isquion derecho y un pubis izquierdo con del que sólo se preserva parte del proceso prepúbico, la región acetabular y la rama postpública.

De las extremidades son varios los elementos que se localizaron en el yacimiento. CMP-11/7 se interpreta como un fémur izquierdo que presenta región proximal bien conservada, mientras que el cuarto trocánter, la zona distal y los cóndilos están mal preservados. Se recuperaron una tibia derecha completa (Fig. 4.28 A-E) y la mitad distal de la tibia izquierda. La tibia derecha, CMP-11/8, tiene también distalmente fusionado el astrágalo (Fig. 4.28 C, D). Proximalmente la tibia está expandida anteroposteriormente. En el borde anterior se sitúa la cresta cnemial que se proyecta anteriormente en forma de lámina vertical que se curva lateralmente y presenta el margen anterior redondeado. El borde y la superficie medial son ligeramente convexos. En el borde lateral se desarrollan dos cóndilos bulbosos. El cóndilo lateral o fibular se sitúa en la zona central y el cóndilo interno ocupa la región posterior proyectándose lateralmente. Ambos están separados por una profunda y estrecha hendidura o surco intercondilar. La superficie proximal es plana, con numerosas rugosidades y presenta una inclinación mediolateral. La diáfisis es recta longitudinalmente y con sección elipsoidal ya que es más ancha anteroposteriormente que lateromedialmente. A nivel medio de la diáfisis de la tibia y en su superficie medial existe un recrecimiento óseo subovoidal. Distalmente la tibia está expandida lateromedialmente y tiene una morfología asimétrica ya que el maléolo lateral se proyecta más distalmente que el maléolo medial. El maléolo lateral tiene un borde longitudinal anterior con estriaciones y rugosidades y es estrecho, redondeado y ligeramente expandido distalmente. Su superficie lateral es plana, ancha y con finas estriaciones para el contacto con la parte distal de la fíbula. El maléolo medial es un proceso subpiramidal que se desarrolla medialmente, con una superficie posterior grande y lisa, una superficie medial con estriaciones verticales y una base inclinada medioventralmente cuya superficie rugosa articula con el astrágalo. El borde posterolateral es ancho y redondeado, delimitando posteriormente la superficie de contacto con la fíbula. El astrágalo es un hueso en forma de cuenco, convexo ventralmente y cóncavo internamente. El ancho y bajo proceso ascendente se desarrolla desde su borde dorsal. La superficie exterior es muy rugosa para la inserción de ligamentos.

CMP-11/9 se interpreta como un metatarsal III izquierdo (Fig. 4.28 F-H) con fuertes compresiones que deforman el elemento, especialmente en la parte proximal. No se preserva parte de la zona anterior proximal y parte de los cóndilos. Este metatarsal es un elemento relativamente largo con expansiones proximal y distal. La expansión distal se debe a que los cóndilos se proyectan tanto anteroposteriormente como lateromedialmente. Los cóndilos están separados por un suave canal intercondilar.

CMP-11/10 corresponde a una falange proximal (Fig. 4.28 I), muy probablemente correspondiente al dedo III, y podría estar relacionada con el metatarsal anteriormente descrito, dado que se encontraban próximos en el yacimiento. Esta falange tiene una ligera compresión y varias fracturas. Se trata de un elemento masivo en forma de bloque, con una superficie proximal amplia y cóncava y una distal en forma de silla de montar. Ambas superficies presentan rugosidades muy probablemente relacionadas con inserciones tendinosas.



Figura 4.28. Dinosaurios ornitópodos. *I. bernissartensis*. Yacimiento CMP-11 elementos apendiculares, A-E: Tibia derecha y astrágalo en vistas lateral, anterior, medial, posterior y dorsal. F-H: Metatarsal III en vistas anterior, lateral y posterior. I: Falange proximal en vista dorsal.

Discusión

Al igual que sucede en el ejemplar del yacimiento CMP-5 la presencia de dientes mandibulares con coronas que presentan un patrón de crestas formado por una cresta primaria moderadamente agrandada y desplazada distalmente y, un número variable de crestas adicionales, cresta primaria;

dientes maxilares con coronas que presentan con una cresta primaria prominente y desplazada distalmente son caracteres que el ejemplar de CMP-II comparte con Iguanodontia.

A diferencia del ejemplar de CMP-5, sólo son seis los caracteres que diagnostican a Ankylopollexia (*sensu* Norman, 2015) y que pueden reconocerse en los restos recuperados:

- Rama del dentario robusta y de lados paralelos (carácter 47.2).
- Coronas dentales mandibulares más anchas que las maxilares (carácter 56.2).
- Morfología de las coronas dentales mandibulares en vista lingual comprimidas mesiodistalmente y en forma de diamante (carácter 60.3).
- Coronas de los dientes maxilares de forma lanceolada e igual a las coronas de dientes mandibulares opuestos (carácter 67.2).
- Espinas neurales de las vértebras dorsales más altas que anteroposteriormente alargadas (carácter 72.3).
- Acromion de la escápula en forma de J (carácter 75.2).

Dentro de un clado más exclusivo, y al igual que ocurre con el ejemplar del yacimiento CMP-5, CMP-II comparte seis de los caracteres no ambiguos que diagnostican Styracosterna (*sensu* Norman, 2015):

- Fenestra y fosa anteorbital del maxilar reducida (carácter 10.3).
- Sutura maxilo-yugal formando una estructura de hendidura digitada (carácter 20.2).
- Dentición posterior que se extiende medialmente hasta la base del proceso coronoides (carácter 50.2).
- Denticulos marginales de los dientes forman salientes curvados con mamelones (carácter 58.2).
- Coronas de los dientes mandibulares inclinadas distalmente (carácter 61.2).
- Vértebras cervicales opistocélicas (carácter 70.1).
- Serie anterior de las vértebras dorsales ligeramente opistocélicas (carácter 71.2).
- Acromion de la escápula en forma de J en vista lateral (carácter 75.2).

La presencia de un proceso coronoides del dentario perpendicular al eje longitudinal del dentario y expandido en su ápice son dos caracteres presentes en CMP-II compartidos con el clado “Iguanodontoides” (*sensu* Norman, 2015).

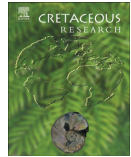
Para finalizar y además de los caracteres expuestos en el trabajo de investigación de Gasulla *et al.* (2014), la presencia de la rama del dentario masiva, robusta y recta y de una lámina escapular ligeramente expandida distalmente y moderadamente curvada en vista lateral, con la parte proximal de la escápula expandida y masiva en la región adyacente a la sutura escapulocoracoidal y al glenoide son dos potenciales autapomorfías atendiendo a Norman (2012) del taxón *I. bernissartensis* que están presentes en los materiales hallados en el yacimiento CMP-II. Estos dos caracteres y la ausencia de una combinación de caracteres distintiva permiten asignar a este taxón los materiales procedentes de CMP-II.

Referencia: Gasulla, J.M., Escaso, F., Ortega, F. Sanz, J.L. 2014. New hadrosauriform cranial remains from the Arcillas de Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain. *Cretaceous Research*, 47: 19-24.



Contents lists available at ScienceDirect

Cretaceous Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/CretRes

Short communication

New hadrosauriform cranial remains from the Arcillas de Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain

José M. Gasulla^a, Fernando Escaso^{b,*}, Francisco Ortega^b, José L. Sanz^{a,b}^a Unidad de Paleontología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, c/Darwin, 2, Cantoblanco, 28049 Madrid, Spain^b Grupo de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNED, c/ Senda del Rey, 9, 28040 Madrid, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 28 May 2013

Accepted in revised form 19 October 2013

Available online 26 November 2013

Keywords:

Hadrosauriformes

*Iguanodon**Mantellisaurus*

Lower Cretaceous

Iberian Peninsula

Morella

ABSTRACT

This article describes isolated skull bones of at least three ornithomimid dinosaurs from the lower Aptian “Arcillas de Morella” Formation at Morella (Castellón, Spain). These bones correspond to two right maxillae and a partial left quadrate. Analysis of the two maxillae belonging to the large-sized European ornithomimid *Iguanodon bernissartensis* provided new information about this taxon. Hence, for the first time in *Iguanodon*, a rostradorsal process and a straight shape, both in the maxilla and in the tooth row, are described when viewed dorsally and occlusally, respectively. Regarding the left quadrate, in the lateral and medial views, the presence of a bowed quadrate shaft related the left quadrate to the monospecific genus of large-sized ornithomimid from the European Early Cretaceous *Mantellisaurus*. Given the scarce information about the left quadrate, we tentatively refer this bone to cf. *Mantellisaurus atherfieldensis*. Furthermore, new evidence of these Hadrosauriformes in the Iberian Peninsula corroborates the great similarity between the Barremian–early Aptian dinosaur faunas in British, Belgium and Iberian records.

© 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Hadrosauriformes constitute a clade of iguanodontian ornithomimids ranging throughout the Cretaceous. The clade includes the basal members *Iguanodon bernissartensis* and *Proa valdearinnensis*, a set of successive sister taxa of basal hadrosauroids and the derived hadrosaurids (McDonald et al., 2012a). Most of the European fossil record of Hadrosauriformes is composed of basal members of the clade and includes *Delapparentia*, *Hypselospinus*, *Iguanodon*, *Mantellisaurus* and *Proa* (Ruiz-Omeñaca, 2011; McDonald et al., 2012a; Norman, 2012).

In the Iberian Peninsula, remains of basal Hadrosauriformes have been cited in several Lower Cretaceous formations (Antunes and Mateus, 2003; Fuentes Vidarte et al., 2005; Gasulla, 2005; Ortega et al., 2006; Ruiz-Omeñaca, 2011; McDonald et al., 2012a; Pereda-Suberbiola et al., 2012; Llandres Serrano et al., 2013). Currently, the Iberian fauna of basal Hadrosauriformes is composed of four taxa, *Delapparentia turolensis*, *Iguanodon bernissartensis*, *Mantellisaurus atherfieldensis* and *Proa valdearinnensis* (Sanz et al.,

1982; Gasulla et al., 2009; Ruiz-Omeñaca, 2011; McDonald et al., 2012a; Llandres Serrano et al., 2013).

Here, new cranial bones of basal Hadrosauriformes are described consisting of two right maxillae and a left quadrate of three different individuals. The remains come from the “Mas de la Parreta” Quarry located close to Morella (Castellón province, Spain), which belong to the lower Aptian “Arcillas de Morella” Formation (Fig. 1A–C).

Institutional abbreviations: CMP, Mas de la Parreta Quarry, Morella, Spain; NHMUK, The Natural History Museum, London, U.K.; RBINS, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels, Belgium.

2. Systematic paleontology

Dinosauria Owen, 1842

Ornithischia Seeley, 1888

Ornithomimida Marsh, 1881

Iguanodontia Dollo, 1888

Hadrosauriformes Sereno, 1997 (sensu Sereno, 1998)

Iguanodon Mantell, 1825*Iguanodon bernissartensis* Boulenger in Van Beneden, 1881 (Fig. 2A–E, J)

* Corresponding author.

E-mail addresses: jm.gasulla@gmail.com (J.M. Gasulla), fescaso@ccia.uned.es (F. Escaso), fortega@ccia.uned.es (F. Ortega), dinoprojecto@gmail.com (J.L. Sanz).

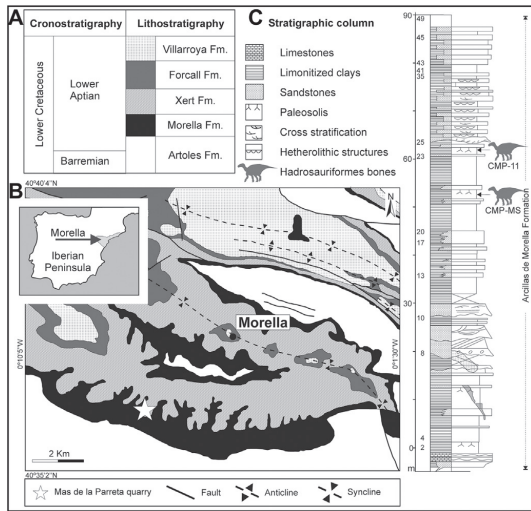


Fig. 1. Simplified diagram of the chronostratigraphy and lithostratigraphic units of the Maestrazgo basin close to the Mas de la Parreta Quarry (A), simplified geological map showing the location of Morella (Castellón) (B), simplified stratigraphic column from the exploitation of the quarry showing the distribution of sedimentary environments and the location of the CMP-11 and CMP-MS areas (C).

Holotype specimen. RBINS 51 (1534), an almost complete articulated skeleton (Norman, 1980).

Referred Specimens from the “Mas de la Parreta” Quarry (Morella). CMP-11-1, a complete right maxilla and CMP-11-2, a partial right maxilla.

Locality and horizon. Specimens were collected in the “Mas de la Parreta” Quarry, fossil-site 11 (CMP-11), Morella, Spain (Fig. 1). The “Arcillas de Morella” Formation is early Aptian in age (Salas et al., 2005).

2.1. Description and comparisons

The specimen CMP-11-1 represents a complete right maxilla, which is a relatively long and low element (Fig. 2A–D). The rostral end of this maxilla is bifurcated into two elongated finger-like processes, the rostrorodorsal and the rostroventral, as in *Mantellisaurus*, *Altirhinus*, *Eolambia* (Norman, 1986, 1998; McDonald et al., 2012b), and in some probably closely related forms to the hadrosaurids (e.g., *Prohadros* and *Bactrosaurus*; Godefroit et al., 1998; Head, 1998), as well as in the saurolophine hadrosaurid *Brachylophosaurus* (Prieto-Marquez, 2005) (Fig. 3). Both the rostrorodorsal and rostroventral processes are separated by a crescent notch. The rostrorodorsal process is projected rostrally slightly more forward than the rostroventral one (Fig. 2A–C, F–H). This rostrorodorsal process extends throughout the rostrorodorsal length of the nasal cavity. A rostrorodorsal process is not present in the Iberian taxon *Proa* (McDonald et al., 2012a), is unknown in *Iguanodon* and *Ouranosaurus* (Taquet, 1976; Norman, 1980) and is lost in lambeosaurine hadrosaurids (Horner et al., 2004). The rostroventral process arises immediately rostral to the first alveolus and curves rostroventrally before tapering in a very pronounced slope (Fig. 2C, H), as in *Iguanodon*, *Mantellisaurus*, *Dakotadon*, *Altirhinus* and *Eolambia* (Norman, 1980, 1986, 1998; Weishampel and Bjork, 1989; McDonald et al., 2012b), among other non-hadrosaurid Hadrosauriformes and hadrosaurids. Nevertheless, the rostroventral process of *Proa* and *Tethysaurus* are directed rostrally (Dalla

Vecchia, 2009; McDonald et al., 2012a). An elongated and shallow premaxillary groove is located caudodorsally in the rostroventral process (Fig. 2A, F). At the base of the ascending process, this premaxillary groove narrows. This groove receives the ventrolateral process of the premaxilla.

The ascending process is located slightly caudally in respect to the craniocaudal length of the maxilla (Fig. 2A, C, F, H) and, in lateral and medial views, it is rostrorodorsally elongated and triangular, as in most styracosternan iguanodontians, and similar to that of the *Iguanodon*, *Mantellisaurus* and *Proa* (Norman, 1980, 1986; McDonald et al., 2012a; Fig. 3). The antorbital fossa is located in the caudal margin of the ascending process, and is an elliptical depression of moderate size, rostrorodorsally elongated (Fig. 2A, F). This is similar to that in *Iguanodon* (Norman, 1980; Figs. 2–4) and probable non-hadrosauriform styracosternans, such as *Iguanacolossus*, *Hippodracro*, *Theiophytalia*, *Dakotadon* and *Fukuissaurus* (Weishampel and Bjork, 1989; Kobayashi and Azuma, 2003; Brill and Carpenter, 2006; McDonald et al., 2010). The jugal process is a short, stocky and finger-like process (Fig. 2A, F), as in *Iguanodon*, *Mantellisaurus*, *Ouranosaurus*, *Altirhinus*, *Eolambia* and *Prohadros* (Taquet, 1976; Norman, 1980, 1986, 1998; Head, 1998; McDonald et al., 2012b), as well as in non-hadrosaurid Hadrosauriformes, but differing from *Proa* (McDonald et al., 2012a) and the non-hadrosauriform styracosternans *Iguanacolossus*, *Hippodracro*, *Dakotadon* and *Fukuissaurus* (Weishampel and Bjork, 1989; Kobayashi and Azuma, 2003; McDonald et al., 2010). As in the former taxa, it is projected caudolaterally arising from the base of the ascending process. The jugal process presents an oblique recess for contact with the maxillary process of the jugal. Caudal to the jugal process, a relatively broad ectopterygoid shelf is present on which the ectopterygoid fits (Fig. 2A, F). The dorsal margin of the ectopterygoid shelf is curved lateroventrally. At the caudal end of the maxilla, the ectopterygoid shelf ends in an open foramen located in the dorsal margin that extends throughout its dorsoventral length.

When it is viewed dorsally, the maxilla is straight for almost its total length (Fig. 2B, G), as in *Proa*, *Mantellisaurus*, *Ouranosaurus* and *Eolambia* (Taquet, 1976; Norman, 1986; McDonald et al., 2012a,b). In the lateral view, the ventral margin of the maxillary tooth row is gently concave, as in *Iguanacolossus*, *Dakotadon* and *Fukuissaurus* (Weishampel and Bjork, 1989; Kobayashi and Azuma, 2003; McDonald et al., 2010) and some Hadrosauriformes including *Iguanodon*, *Proa*, *Mantellisaurus*, *Ouranosaurus*, *Altirhinus* and *Eolambia* (Taquet, 1976; Norman, 1980, 1986, 1998; McDonald et al., 2012a,b). In the occlusal view, the maxillary tooth row is straight for its entire length (Fig. 2D, I), as in *Proa*, *Ouranosaurus* (Taquet, 1976; McDonald et al., 2012a) and some hadrosaurids (Horner et al., 2004), but distinct from the medially bowed tooth row of *Mantellisaurus*, *Dakotadon*, *Eolambia*, *Prohadros* and *Bactrosaurus* (Gilmore, 1933; Norman, 1986; Weishampel and Bjork, 1989; Head, 1998; McDonald et al., 2012b). The lateral surface is slightly convex and pierced by several prominent neurovascular foramina (Fig. 2A). The medial surface is dorsoventrally flat and has a thin and textured alveolar parapet above the alveolar margin. Dorsally, the alveolar parapet shows a shallow groove, which extends from the rostroventral process to the maxilla caudal end. This groove is bowed dorsally and has numerous nutritive foramina (Fig. 2C, H).

There are 24 alveoli with most of them bearing teeth. In the tooth row, some of the teeth are caudoventrally oriented. There is no intercoron space between each alveolus and just one tooth is present on the occlusal plane.

The maxillary tooth crowns are relatively narrow showing a thick layer of labial enamel, and are similar to those of the European basal Hadrosauriformes (e.g., *Iguanodon*, *Mantellisaurus* and *Proa*). A strongly prominent primary ridge, which is slightly displaced toward the distal margin of the tooth crowns, divides the labial face

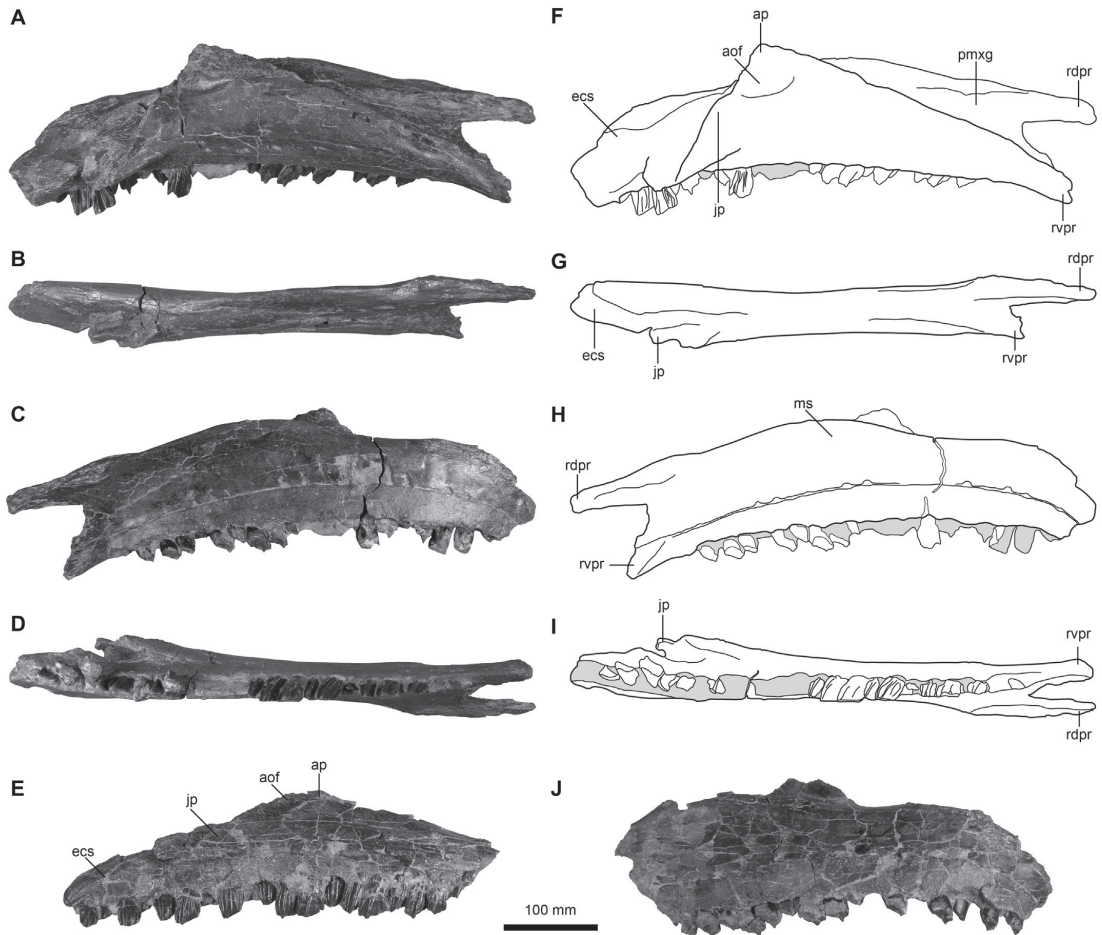


Fig. 2. Right maxillae of *Iguanodon bernissartensis* from “Mas de la Parreta” Quarry (CMP-11-1 and CMP-11-2). Right maxilla of CMP-11-1 in lateral (A, F); medial (B, G); occlusal (C, H); and dorsal (D, I) views. Right maxilla of CMP-11-2 in lateral (E); and medial (J) views. Abbreviations: aof, antorbital fossa; ap, ascending process; ecs, ectopterygoid shelf; jp, jugal process; ms, medial shelf; pmxg, premaxillary groove; rdpr, rostradorsal process; rvpr, rostroventral process.

as in most non-hadrosaurid iguanodontians (Norman, 2004; Fig. 4A). At least one tertiary ridge is located on the relatively wide and poorly ornamented mesial surface. Additional small ridges are frequently present on this mesial surface. The distal surface of the tooth crowns is flat and has no tertiary ridges. Both the distal and mesial margins bear well-developed replacement tooth grooves. The preserved margins of the tooth crowns bear marginal denticles that are more developed labially. The denticles are small and irregular mammillae (Fig. 4A).

CMP-11-2 consists of a partial right maxilla missing both the rostradorsal and rostroventral processes, as well as the dorsal part of the ascending process (Fig. 2E, J). In the CMP-11-2 maxilla, the antorbital fossa and the jugal process are similar to those in the CMP-11-1 maxilla. In dorsal view, the maxilla is straight for almost its total length. In the occlusal view, the maxillary tooth row is straight for their entire length. Only 19 caudal alveoli are preserved in CMP-11-2, most bearing teeth. As in CMP-11-1, there is no

intercrown space between each alveolus and just one tooth is present on the occlusal plane. The maxillary tooth crown morphologies are similar to those of CMP-11-1.

2.2. Additional specimen from “Mas de la Parreta” Quarry

In addition to CMP-11-1 and CMP-11-2, a partial left quadrate, CMP-MS-167 (Fig. 5), was collected in the “Mas de la Parreta” Quarry, CMP-MS (Mas de Sabater) site (Fig. 1). Both dorsal and ventral articular condyles and the pterygoid wing are missing. In lateral and medial views, the quadrate is smoothly curved caudally for most of its preserved length (Fig. 5A–B), as in *Mantellisaurus*, *Ouranosaurus* and *Altirhinus* (Taquet, 1976; Norman, 1986, 1998), and in the probably closely related non-hadrosaurid hadrosauroid *Tethyshadros* (Dalla Vecchia, 2009). In its rostral margin, the lateral wing has a prominent quadratojugal notch that is semicircular in shape for the paraquadrate foramen, as in basal iguanodontians and

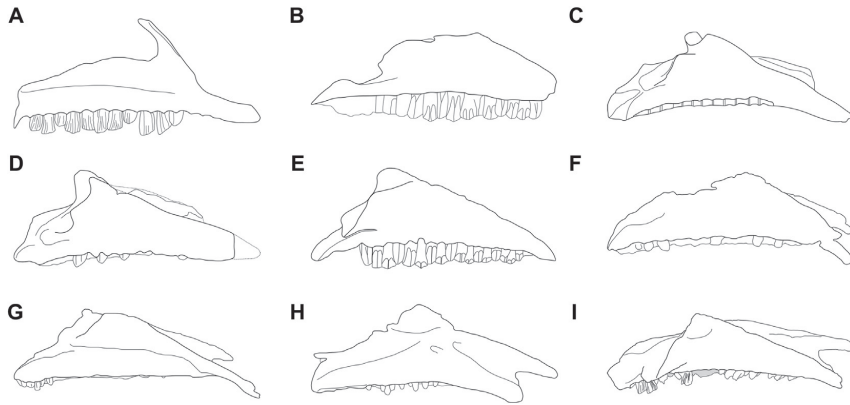


Fig. 3. Comparisons of the maxillae in lateral view of (A) *Camptosaurus* (left reversed; after Gilmore, 1909), (B) *Iguanodon* (left reversed; after Norman, 1980), (C) *Mantellisaurus* (left reversed; after Norman, 1986), (D) *Ouranosaurus* (after Taquet, 1976), (E) *Altirhinus* (after Norman, 1998), (F) *Eolambia* (after McDonald et al., 2012b), (G) *Protohadros* (left reversed; after Head, 1998), (H) *Brachylophosaurus* (after Prieto-Marquez, 2005), (I) CMP-11-1. Not to scale.

most basal hadrosauroids. A paraquadratic foramen is a feature present in CMP-MS-167, as well as in other Hadrosauriformes, including *Iguanodon*, *Mantellisaurus*, *Ouranosaurus* and *Proa* (Taquet, 1976; Norman, 1980, 1986; McDonald et al., 2012a), but is absent in hadrosaurids (Horner et al., 2004). A bowed quadrate shaft is considered (Norman, 2012) to be a possible autapomorphy of *Mantellisaurus*, and this condition is also shared by CMP-MS-167 (Fig. 5A–B). *Mantellisaurus atherfieldensis* has previously been recorded in the Iberian Peninsula (Gasulla et al., 2012; Llandres Serrano et al., 2013). Therefore, the condition interpreted for

CMP-MS-167 may reinforce the presence of forms close to *Mantellisaurus* in the Iberian record. However, considering the scarce information yielded by this one isolated quadrate, it is better to be circumspect and to consider CMP-MS-167 as cf. *Mantellisaurus atherfieldensis*.

3. Discussion

Analysis of these two maxillae and, more specifically, the features from the best-preserved maxilla (CMP-11-1), related these bones to the large-sized European ornithomimid *Iguanodon bernissartensis*, and helped provide new information about this taxon. The following maxilla features shared with *Iguanodon bernissartensis* include: the relatively long and low construction of this bone and the presence of a rostroventral process that is rostroventrally curved; a subtriangular and rostrocaudally broad and ascending process; a jugal process that is caudolaterally projected showing a peg-in-socket articulation with jugal; an antorbital fossa that is a small rostrocaudally elongated elliptical depression (Fig. 6); and a concave ventral margin of tooth row in lateral view. As in this taxon, maxillary teeth share an elongate lozenge crown shape and

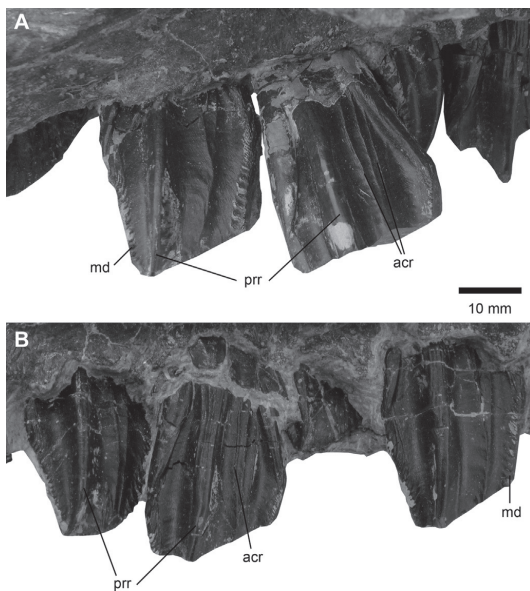


Fig. 4. Maxillary teeth of *Iguanodon bernissartensis* from “Mas de la Parreta” Quarry (CMP-11-1 and CMP-11-2). Maxillary teeth of CMP-11-1 in lateral or labial (A) view. Maxillary teeth of CMP-11-2 in lateral or labial (B) view. Abbreviations: acr, accessory ridge; md, marginal denticle; prr, primary ridge.

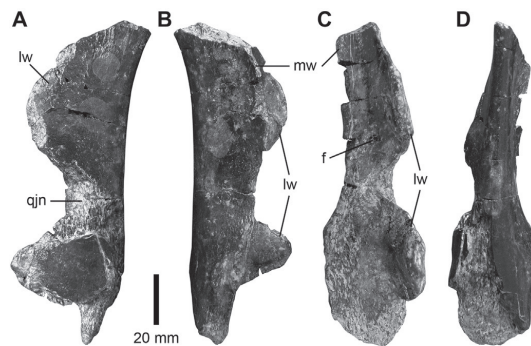


Fig. 5. Left quadrate of cf. *Mantellisaurus atherfieldensis* from “Mas de la Parreta” Quarry (CMP-MS-167) in lateral (A); medial (B) view; rostral (C); and caudal (D) views. Abbreviations: f, foramen; lw, lateral wing; mw, medial wing; qjn, quadratojugal notch.

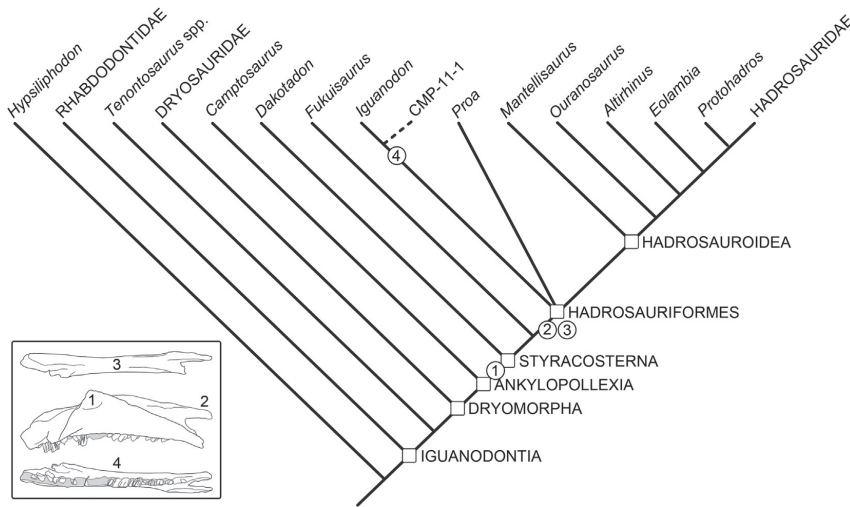


Fig. 6. Simplified cladogram of Iguanodontia based on the Adams consensus tree of McDonald et al. (2012a) depicting the proposed phylogenetic position of CMP-11-1 (dash line). Circles outline refer to the new placement of some synapomorphies based on CMP-11-1 specimen: 1 (character#46[1]), antorbital fossa as a small rostrocaudally elongated elliptical depression; 2 (character#39[1]), maxilla with a rostrorodorsal process; 3 (character#42[1]), straight shape of the maxilla for most of length (dorsal view); 4 (character#43[2]), maxillary tooth row straight (occlusal view). All characters from McDonald et al. (2012a) data matrix.

mammillate marginal denticles. Moreover, other maxillary features previously not available for *Iguanodon bernissartensis* are described for the first time. These new features are a rostrorodorsal process and a straight shape, both in the maxilla and in the tooth row, when viewed dorsally and occlusally, respectively (Fig. 6). Hence, the specimens reported from the “Mas de la Parreta” Quarry add new and valuable information about the anatomy of this large-sized European ornithomimid and confirm its presence in Iberian synchronous levels.

Regarding the left quadrate, the presence of a bowed quadrate shaft, in lateral and medial views, related CMP-MS-167 to the monospecific genus of large-sized ornithomimid from the European Early Cretaceous *Mantellisaurus*. This could increase the stratigraphic range of this genus, previously recognized in the late Barremian, to the early Aptian in the Iberian Peninsula.

3.1. Biogeographic and stratigraphic implications

The presence of *Iguanodon bernissartensis* in combination with additional recent remains related to this taxon (Gasulla et al., 2007, 2009, 2010), the ankylosaur *Polacanthus* (Gasulla et al., 2011), and the putative presence of the ornithomimid *Hypsilophodon* (Sanz et al., 1983) support the similarity between the dinosaur faunas from the “Arcillas de Morella” Formation and the upper Wealden facies from northwest Europe. Specifically, the Barremian–lower Aptian deposits of the British upper Wealden and the Belgium Sainte-Barbe Clays Formation are characterized by the presence of two synchronous and sympatric basal Hadrosauriformes: *Iguanodon bernissartensis* and *Mantellisaurus atherfieldensis* (Norman, 2012). In addition to the recent discoveries from the “Mas de la Parreta” Quarry, the former taxa have already been reported in the “Arcillas de Morella” Formation some time ago (Vilanova y Piera, 1873; Royo y Gómez, 1926; Sanz et al., 1982). Recently, isolated axial remains tentatively assigned to *Mantellisaurus* have been reported from the same deposits (Gasulla et al., 2012). Moreover, the hypothesis suggesting similarity between the upper Wealden from northwest

Europe and the “Arcillas de Morella” Formation is supported by the shared presence of the xinjiangchelyid and solemydid turtles *Brodiechelys* and *Helochelydra*, respectively (Pérez-García et al., in press).

Although the “Arcillas de Morella” Formation from the north-east of the Iberian Peninsula is commonly considered to be early Aptian in age (Salas et al., 2005), very late Barremian–early Aptian age cannot be ruled out (Bover-Árnal et al., 2012). This probable age for the “Arcillas de Morella” Formation is correlated to those of the very late British and Belgium ‘upper’ Wealden facies. Finally, this new discovery confirms *Iguanodon bernissartensis* and *Mantellisaurus atherfieldensis* as common basal hadrosauriforms throughout the European archipelago during the Barremian–early Aptian interval.

Acknowledgments

We sincerely thank Victor Beltrán and Vega del Moll S.A. Company for their involvement and collaboration in the localization of the different fossil sites at the “Mas de la Parreta” Quarry. We also wish to thank Guillermo Morote (Museo de la Valltorta, Tirig, Castellón), Paul M. Barrett (Natural History Museum, London) and Pascal Godefroit (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels) for access to specimens. Eduardo A. M. Koutsoukos (Editor-in-Chief) and two anonymous reviewers made constructive suggestions for improving the manuscript. We thank Ted Cater for the critical reading of the manuscript.

References

- Antunes, M.T., Mateus, O., 2003. Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol* 2, 77–95.
- Bover-Árnal, T., Löser, H., Moreno-Bedmar, J.A., Salas, R., Strasser, A., 2012. Corals on the slope (Aptian, Maestrat Basin, Spain). *Cretaceous Research* 37, 43–64.
- Brill, K., Carpenter, K., 2006. A description of a new ornithomimid from the Lytle Member of the Purgatoire Formation (Lower Cretaceous) and a reassessment of the skull of *Camplosaurus*. In: Carpenter, K. (Ed.), *Horns and Beaks: Ceratopsian and Ornithomimid Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 49–67.

- Dalla Vecchia, F.M., 2009. *Tethyshadros insulares*, a new hadrosauroid dinosaur (Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (4), 1100–1116.
- Dollo, L., 1888. Iguanodontidae et Campotonotidae. *Comptes Rendus hebdomadaires de l'Académie des Sciences*, Paris 106, 775–777.
- Fuentes Vidarte, C., Mejjide Calvo, M., Mejjide Fuentes, F., Mejjide Fuentes, M., 2005. Fauna de vertebrados del Cretácico Inferior del Yacimiento de "Zorralbo" en Gormayo (Soria, España). *Revista Española de Paleontología Número Extraordinario X*, 83–92.
- Gasulla, J.M., 2005. Los dinosaurios de Morella (Castellón, España): historia de su investigación. *Revista Española de Paleontología Número Extraordinario X*, 29–38.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Ortega, F., Escaso, F., 2007. *Iguanodon bernissartensis* (Ornithopoda) del yacimiento CMP-5 (Cantera Mas de la Parreta, Morella, Castellón) de la Formación Morella (Aptiense inferior, Cretácico Inferior). In: *Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (Ed.)*, *Actas de las 4a Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su entorno*. Burgos, pp. 65–67.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Ortega, F., Escaso, F., 2009. *Iguanodon bernissartensis* from the Early Aptian of Morella (Castellón, Spain). In: Godefroit, P., Lambert, O. (Eds.), *Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodonts: New Perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems*. Brussels, p. 44.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Sanz, J.L., Escaso, F., Pérez-García, A., 2010. Un nuevo ejemplar de *Iguanodon bernissartensis* (Dinosauria: Ornithopoda) del Aptiense inferior de Morella (Castellón, España). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ)* 9, 142–145.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pereda Suberbiola, X., Escaso, F., Sanz, J.L., 2011. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* Owen, 1865, en el Cretácico Inferior de Morella (Castellón, España). *Ameghiniana* 48 (4), 508–519.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Ortega, F., Escaso, F., Pérez-García, A., 2012. Isolated vertebrae of the ornithopod *Mantelliisaurus* from the early Aptian of Morella (Spain). In: *Royo-Torres, R., Gascó, F., Alcalá, L. (Coord.)*, 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. [Fundamental], 20, pp. 93–94.
- Gilmore, C.W., 1909. Osteology of the Jurassic reptile *Camposaurus*, with a revision of the species of the genus, and description of two new species. *Proceedings of the United States National Museum* 36, 197–332.
- Gilmore, C.W., 1933. On the dinosaurian fauna of the Iren Dabasu Formation. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 67, 23–78.
- Godefroit, P., Dong, Z.-M., Bultynck, P., Li, H., Feng, L., 1998. New *Bactrosaurus* (Dinosauria: Hadrosauridae) material from Iren Dabasu (Inner Mongolia, P. R. China). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 68 (Supplement), 3–70.
- Head, J.J., 1998. A new species of basal hadrosauroid (Dinosauria, Ornithischia) from the Cenomanian of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18, 718–738.
- Horner, J.R., Weishampel, D.B., Forster, C.A., 2004. *Hadrosauridae*. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds.), *The Dinosauria*, second ed. University of California Press, Berkeley, California, pp. 438–463.
- Kobayashi, Y., Azuma, Y., 2003. A new iguanodontian (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of Fukui Prefecture, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23, 166–175.
- Llandres Serrano, M., Vullro, R., Marugán-Lobón, J., Ortega, F., Buscalioni, A.D., 2013. An articulated hindlimb of a basal iguanodont (Dinosauria, Ornithopoda) from the Early Cretaceous Las Hoyas Lagerstätte (Spain). *Geological Magazine* 150, 572–576.
- Mantell, G., 1825. Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of the Tilgate Forest, in Sussex. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 115, 179–186.
- Marsh, O.C., 1881. Principal characters of American Jurassic Dinosaurs. Part V. *American Journal of Science, Series 3* 21, 417–423.
- McDonald, A.T., Kirkland, J.I., DeBlieux, D.D., Madsen, S.K., Cavin, J., Milner, A.R.C., Panzarin, L., 2010. New basal iguanodonts from the Cedar Mountain Formation of Utah and the evolution of thumb-spiked dinosaurs. *PLoS ONE* 5 (11), e14075.
- McDonald, A.T., Espílez, E., Mampel, L., Kirkland, J.I., Alcalá, L., 2012a. An unusual new basal iguanodont (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of Teruel, Spain. *Zootaxa* 3595, 61–76.
- McDonald, A.T., Bird, J., Kirkland, J.I., Dodson, P., 2012b. Osteology of the Basal Hadrosauroid *Eolambia carolinensis* (Dinosauria: Ornithopoda) from the Cedar Mountain Formation of Utah. *PLoS ONE* 7 (10), e45712.
- Norman, D.B., 1980. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique: Mémoires* 178, 1–104.
- Norman, D.B., 1986. On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithopoda). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique: Sciences de la Terre* 56, 281–372.
- Norman, D.B., 1998. On Asian ornithopods (Dinosauria: Ornithischia). 3. A new species of iguanodontid dinosaur. *Zoological Journal of the Linnean Society* 122, 291–348.
- Norman, D.B., 2004. Basal Iguanodontia. In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds.), *The Dinosauria*, second ed. University of California Press, Berkeley, California, pp. 413–437.
- Norman, D.B., 2012. Iguanodontian taxa (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous of England and Belgium. In: Godefroit, P. (Ed.), *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, pp. 175–212.
- Ortega, F., Escaso, F., Gasulla, J.M., Dantas, P., Sanz, J.L., 2006. Dinosaurios de la Península Ibérica. *Estudios Geológicos* 62 (1), 219–240.
- Owen, R., 1842. Report on British Fossil Reptiles. Part 2. Report of the British Association for the Advancement of Science 11, 60–204.
- Pereda-Suberbiola, X., Ruiz-Omeñaca, J.L., Canudo, J.L., Torcida, F., Sanz, J.L., 2012. Dinosaur faunas from the Early Cretaceous (Valanginian-Albian) of Spain. In: Godefroit, P. (Ed.), *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, pp. 379–407.
- Pérez-García, A., Gasulla, J.M., Ortega, F. A new species of *Brodiechelys* (Testudines, Pan-Cryptodira) from the Early Cretaceous of Spain: Systematic and palaeobiogeographic implications. *Acta Paleontologica Polonica*. In press. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2012.0059>.
- Prieto-Marquez, A., 2005. New information on the cranium of *Brachylophosaurus canadensis* (Dinosauria, Hadrosauridae), with a revision of its phylogenetic position. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 (1), 144–156.
- Royo y Gómez, J., 1926. Los vertebrados del Cretácico Español de Facies Wealdica. *Boletín del Instituto Geológico de España* 47, 171–176.
- Ruiz-Omeñaca, J.L., 2011. *Delapparentia turulensis* nov. gen. et sp., un nuevo dinosaurio iguanodontido (Ornithischia: Ornithopoda) en el Cretácico Inferior de Galve. *Estudios Geológicos* 67 (1), 83–110.
- Salas, R., Martín-Closas, C., Delcòs, X., Guimerà, J., Caja, M.A., Mas, R., 2005. Factores principales de control de la sedimentación y los cambios bióticos durante el tránsito Jurásico-Cretácico en la Cadena Ibérica. *Geogaceta* 38, 15–18.
- Sanz, J.L., Casanovas, M.L., Santafé, J.V., 1982. Paleontología. In: Santafé, J.V., Casanovas, M.L., Sanz, J.L., Calzada, S. (Eds.), *Geología y Paleontología (Dinosaurios) de las Capas rojas de Morella (Castellón, España)*. Diputación Provincial de Castellón y Diputación de Barcelona, pp. 69–169.
- Sanz, J.L., Santafé, J.V., Casanovas, L., 1983. Wealden ornithopod dinosaur *Hypsilophodon* from the Capas Rojas Formation (lower Aptian, Lower Cretaceous) of Morella, Castellón, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 3, 39–42.
- Seeley, H.G., 1888. On the reputed clavicles and interclavicles of *Iguanodon*. Reports to the British Association for the Advancement of Science 1888 (57th Meeting), p. 698.
- Sereno, P.C., 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 25, 435–489.
- Sereno, P.C., 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 210, 41–83.
- Taquet, P., 1976. Ostéologie d'*Ouranosaurus nigeriensis*, Iguanodontide du Crétacé Inférieur du Niger. In: *Cahiers de Paléontologie, CNRS (Ed.)*, *Géologie et paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger)*. Paris, pp. 57–168.
- Van Beneden, P.J., 1881. Sur l'arc pelvien chez les dinosauriens de Bernissart. *Bulletin de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique (3rd ser.)* 1, 600–608.
- Vilanova y Piera, J., 1873. Sesión del 5 de febrero de 1873. *Acta de la Sociedad Española de Historia Natural* 2, 8.
- Weishampel, D.B., Björk, P.R., 1989. The first indisputable remains of *Iguanodon* (Ornithischia: Ornithopoda) from North America: *Iguanodon lakotaensis*, sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9, 56–66.

Styracosterna género y especie nueva Gasulla, Escaso, Narváez, Ortega y Sanz, 2015

Material

CMP-MS-03 se corresponde con un esqueleto parcial de un único individuo que incluye un diente mandibular completo, seis vértebras dorsales prácticamente completas, un centro vertebral dorsal posterior, varios fragmentos de espinas neurales de vértebras dorsales, dos fragmentos proximales de costillas dorsales, un sacro, dos chevrones, los dos iliones, restos incompletos de ambos pubis e isquiones y la tibia derecha.



Figura 4.29. Dinosaurios ornitópodos. *Styracosterna* género y especie nueva. Yacimiento CMP-MS-03, restos fósiles en la matriz (ilion izquierdo y chevron). Escala: 10 cm

En este apartado se presenta un trabajo de investigación en el que se describe un nuevo ejemplar de ornitópodo estiracosterno en base materiales osteológicos de una carcasa parcial hallada en el yacimiento CMP-MS-3 de la Cantera del Mas de la Parreta.

Referencia: Gasulla, J.M., Escaso, F., Narváez, I., Ortega, F. Sanz, J.L. En prensa. A New Sail-backed Styracosternan (Dinosauria: Ornithopoda) from the Early Cretaceous of Morella, Spain. Plos One.

1 A New Sail-backed Styracosternan (Dinosauria: Ornithopoda) from the Early Cretaceous
2 of Morella, Spain

3

4 José Miguel Gasulla^{1¶}, Fernando Escaso^{2¶*}, Iván Narváez², Francisco Ortega², José Luis
5 Sanz¹

6

7 ¹Unidad de Paleontología, Universidad Autónoma de Madrid, Cantoblanco, Madrid,
8 Spain

9 ²Grupo de Biología Evolutiva, Universidad Nacional de Educación a Distancia, Madrid,
10 Madrid, Spain

11

12 * Corresponding author

13 E-mail: fescaso@ccia.uned.es

14

15 ¶These authors contributed equally to this work

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26 Abstract

27 A new styracosternan ornithopod genus and species is here described based on a partial
 28 postcranial skeleton and an associated dentary tooth of a single specimen from the
 29 Arcillas de Morella Formation (Early Cretaceous, late Barremian) at the Morella locality,
 30 (Castellón, Spain). *Styracosterna* gen. et sp. nov. is diagnosed by eight autapomorphic
 31 features. The set of autapomorphies includes: very elongated and vertical neural spines
 32 of the dorsal vertebrae, midline keel on ventral surface of the second to fourth sacral
 33 vertebrae restricted to the anterior half of the centrum, a posterodorsally inclined medial
 34 ridge on the postacetabular process of the ilium that meets its dorsal margin and distal
 35 end of the straight ischial shaft laterally expanded, among others. Phylogenetic analyses
 36 reveal that the new Iberian form is more closely related to its synchronic and sympatric
 37 contemporary European taxa *Iguanodon bernissartensis* and *Mantellisaurus*
 38 *atherfieldensis*, known from Western Europe, than to other Early Cretaceous Iberian
 39 styracosternans (*Delapparentia turoloensis* and *Proa valdearinnensis*). The recognition
 40 of *Styracosterna* gen. et sp. nov. indicates that the Iberian Peninsula was home to a highly
 41 diverse medium to large bodied styracosternan assemblage during the Early Cretaceous.

42
 43
 44
 45
 46
 47
 48
 49
 50

51 **Introduction**

52 Until recently, the Early Cretaceous European fossil record of styracosternan iguanodonts
53 was composed of basal representatives of the node-based clade Hadrosauriformes (sensu
54 Sereno [1]), or members of the outgroup. *Delapparentia*, *Hypselospinus*, *Iguanodon*,
55 *Mantellisaurus* and *Proa* were the hadrosauriform styracosternans recognized from
56 several Lower Cretaceous formations [2–5]. A recent re-evaluation of the phylogenetic
57 relationships indicates a new subclade of non-hadrosauriform styracosternans
58 (‘iguanodontoids’) and includes most of these previously considered European
59 hadrosauriforms. In this new view, all of the European Cretaceous large-bodied
60 styracosternans lie outside of the Hadrosauriformes according to a new definition of the
61 clade (see [6]).

62 Presently, the Lower Cretaceous Iberian styracosternan iguanodontian species are the
63 lower Barremian *Delapparentia turolensis* [2] and *Iguanodon galvensis* [5], the upper
64 Barremian *Iguanodon bernissartensis* and *Mantellisaurus atherfieldensis* [7–10], and the
65 lower Albian *Proa valdearinnensis* [3]. However, it should be noted that Norman [6]
66 considers *Delapparentia turolensis* provisionally as a *nomen dubium*.

67 Here, a new specimen is described from the Morella locality (Castellón province, Spain).
68 It comprises a well-preserved partial skeleton of a medium-sized iguanodontian,
69 consisting of a complete right dentary tooth, six almost complete dorsal vertebrae, a
70 dorsal centrum, several fragments of dorsal neural spines, two dorsal ribs fragments, a
71 nearly complete sacrum, two haemal arches, ilia, incomplete pubes and ischia, and the
72 right tibia. The specimen was found in a body of red clays belonging to the upper
73 Barremian Arcillas de Morella Formation [11]. Here we provide a detailed description of
74 this new taxon and discuss its phylogenetic relationships within Iguanodontia.

75 Institutional Abbreviations: CEUM, College of Eastern Utah Prehistoric Museum, Price,
 76 USA; CMP-MS, Mas de la Parreta Quarry-Mas de Sabater, Morella, Spain; GPIT,
 77 Geologisches und Palaontologisches Institut der Universität Tübingen, currently the
 78 Institut für Geowissenschaften, Tübingen, Germany IRSNB, Institut royal des Sciences
 79 naturelles de Belgique, Brussels, Belgium; MNHN, Muséum national d'Histoire
 80 naturelle, Paris, France; MPZ, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de
 81 Zaragoza, Zaragoza, Spain. NHMUK, The Natural History Museum, London, UK; YHZ,
 82 Yizhou Fossil Museum, Yixian, Peoples Republic of China.

83

84 **Materials and Methods**

85

86 **Paleontological Ethics Statements**

87 All necessary permits were obtained for the described study, which complied with all
 88 relevant regulations. The holotype specimen was collected under permits obtained from
 89 the Direcció General de Cultura [Conselleria de Educació, Cultura y Deporte-
 90 Generalitat Valenciana (2013/0016Cs)] for work conducted in the Mas de la Parreta
 91 Quarry-Mas de Sabater.

92 The holotype specimen (CMP-MS-03) of *Styracosterna* gen et sp nov. described in this
 93 paper is housed at the Museo de la Valltorta (Tirig, Castellón) depending of the Museums
 94 Survey of the Generalitat Valenciana.

95

96 **Results and Discussion**

97 **Systematic palaeontology**

98 Dinosauria Owen, 1842 [12]

- 99 Ornithischia Seeley, 1887 [13]
 100 Ornithopoda Marsh, 1881 [14]
 101 Iguanodontia Dollo, 1888 [15] *sensu* Norman, 2015 [6]
 102 Ankylopollexia Sereno, 1986 [16] *sensu* Norman, 2015 [6]
 103 Styracosterna Sereno, 1986 [16] *sensu* Norman, 2015 [6]
 104 Styracosterna gen nov.
 105 Styracosterna sp nov.
 106 **Holotype.** CMP-MS-03, a partial skeleton including a complete right dentary tooth, six
 107 almost complete dorsal vertebrae, a dorsal centrum, several fragments of dorsals neural
 108 spines, two dorsal ribs fragments, a nearly complete sacrum, two haemal arches, ilia,
 109 incomplete pubes and ischia, and the right tibia (Figs. 2–14). Measurements of select
 110 elements of *CMP-MS-03* are given in the online supplementary information (S1
 111 Supporting Information).
 112 **Specific diagnosis.** A styracosternan iguanodontian with the following
 113 autapomorphies: dorsal neural spines are at least 4.3 times centrum height, extremely tall
 114 and deep vertical recess between postzygapophyses and proximal portion of the neural
 115 spines in mid-posterior dorsal vertebrae (2.6 times spine anteroposterior length),
 116 dorsosacral rib distally fused to the sacral yoke, midline ventral keel restricted to the
 117 anterior half of the centrum in sacrals 2 and 3, slightly pronounced and broad ventral keel
 118 restricted to the anterior half of the centrum in sacral 4, sacrodorsal and first sacral rib
 119 facets closely spaced and located dorsal to the remaining sacral rib facets near the dorsal
 120 margin of the ilium, medial ridge on the postacetabular process slopes posterodorsally to
 121 meet the point in which the dorsal margin of the ilium slopes posteroventrally forming a
 122 medially expanded and shallowly concave dorsal platform at posterior portion of the

123 postacetabular process, and distal end of the ischium with a D cross-section due to lateral
124 expansion.

125 **Locality and horizon.** The specimen was collected in the Mas de Sabaté (CMP-MS)
126 site within the Mas de la Parreta Quarry at Morella, Spain (Fig. 1). The Arcillas de
127 Morella Formation has traditionally been dated as early Aptian in age [17], but new
128 palynological data indicates a Barremian age for this Iberian Formation [11].

129

130 **Description and comparisons**

131 **Dentition.** Fourteen teeth were recovered, but except CMP-MS-03-89 all the elements
132 are poorly preserved and consist of roots and portions of the crown bases that do not allow
133 a detailed description. CMP-MS-03-89 (Fig. 2) is a right dentary tooth that preserves the
134 proximal portion of the root and the basal half of the crown. The general aspect of this
135 tooth is similar to that seen in ankylopollexian ornithopods. The crown is heavily worn
136 and the marginal denticles on the mesial and distal margins are not preserved. The crown
137 is labiolingually narrow and mesiodistally expanded. The lingual surface of the crown is
138 enamelled and bears a prominent distally offset primary ridge. Two narrow, subparallel
139 accessory ridges are located mesial to the primary ridge (Fig. 2A). The labial surface of
140 the crown possesses an almost vertical, slightly concave wear facet (Fig. 2B).

141

142 **Dorsal vertebrae.** Six almost complete dorsal vertebrae (CMP-MS-03, -04, -05, -06,
143 -07, -09, and -10), a posterior dorsal centrum (CMP-MS-03-02) and several fragments of
144 dorsal neural spines are preserved (Fig. 3-7). The identification of the position of each
145 dorsal vertebra is based on the assumption of a sequence of 16 dorsal vertebrae as in
146 *Iguanodon bernissartensis* [18] and *Mantellisaurus atherfieldensis* [22].

147 A fragmentary neural arch probably represents a second or third dorsal vertebra based on
148 the shape and orientation of the postzygapophyses (Fig. 3A). The facets of the
149 postzygapophyses are ventrolaterally directed forming an angle higher than 90 degrees
150 between them and are relatively small, flat and oval in profile.

151

152 The most anterior of the preserved dorsal vertebrae is approximately the fifth (CMP-MS-
153 03-10) (Fig. 4A-D). The centrum is distorted and exhibits an unnatural inclination, so the
154 anterior articular facet is located ventral to the posterior articular facet when it is viewed
155 laterally (Fig. 4B). The anterior articular facet is flat to gently concave whereas the
156 posterior articular facet is concave. Both articular facets are almost circular with the
157 dorsal rim related to the floor of the neural canal nearly straight. Anteriorly, the neural
158 canal is large and circular whereas it is smaller and subtriangular posteriorly. The
159 parapophyses are large, oval and gently concave (Fig. 4B). The parapophyses are located
160 on the lateral surface of the neural arch, between the prezygapophyses and the bases of
161 the transverse processes. The robust transverse processes are triangular in cross-section
162 with the apex pointing ventrally and dorsolaterally directed (Fig. 4A, C). The transverse
163 processes terminate in thickened and rugose diapophyses. Posteriorly, the bases of the
164 transverse processes are deeply excavated. The steeply inclined prezygapophyses are
165 extended beyond the anterior margin of the centrum and separated from the midline by a
166 groove. The postzygapophyses are located at the base of the neural spine and separated
167 by a shallow sulcus (Fig. 4C). The smooth articular facets of the postzygapophyses are
168 oval and ventrolaterally directed. The postzygapophyses extend beyond the posterior
169 margin of the centrum. Although it is broken, the neural spine is anteroposteriorly
170 expanded and transversely thicker anteriorly than posteriorly. The anterior and posterior
171 margins of the neural spine are sharp (Fig. 4A, C).

172

173

174 A fragmentary base of a dorsal neural spine (CMP-MS-03-11) that preserves both
175 postzygapophyses is probably a remnant of a sixth or seventh dorsal (Fig. 3B, C). The
176 morphology of the neural spine is similar to those of CMP-MS-03-09 and CMP-MS-03-
177 10. The facets of the postzygapophyses form an intermediate between the aforementioned
178 vertebrae.

179

180 Dorsal vertebra CMP-MS-03-09 (Fig. 4E-H) is approximately the eighth, based on its
181 size, the position of the parapophyses and the morphology of the transverse processes. As
182 in the fifth dorsal vertebra, the centrum exhibits an unnatural inclination, so the anterior
183 articular facet is located dorsal to the posterior articular facet in lateral view (Fig. 4F).
184 The anterior articular facet of the centrum is flat to slightly concave whereas the posterior
185 articular facet is concave. Both oval articular facets are broader transversely than they are
186 deep dorsoventrally with expanded rims. In lateral view the centrum is low relative to the
187 most posterior centra, cylindrical and ventrally has a narrow keel. The neural arch is
188 similar to that seen in the fifth dorsal. However, in this vertebra the parapophyses are
189 located more dorsally on a short projection between the prezygapophyses and the bases
190 of the transverse processes (Fig. 4E). The parapophyses are large, oval, gently concave,
191 and ventromedially inclined. Only the left transverse process is preserved and horizontal
192 (Fig. 4G). It is triangular in cross-section with the apex pointing ventrally and
193 posterolaterally directed (Fig. 4H). The transverse processes terminate in thickened and
194 rugose diapophyses. Posteriorly the base of the transverse process is deeply excavated.
195 Although the right prezygapophysis is crushed, both are steeply inclined and separated
196 from the midline by a groove. The prezygapophyses are slightly extended beyond the

197 anterior margin of the centrum. The postzygapophyses are located at the base of the neural
198 spine and separated by a shallow sulcus (Fig. 4G). A shallow vertical recess between both
199 postzygapophyses is located dorsal to the sulcus. Its facets are ventrolaterally directed
200 forming an angle higher than 90 degrees between them. The postzygapophyses extended
201 beyond the posterior margin of the centrum. The proximal portion of the neural spine is
202 preserved and is anteroposteriorly expanded. The lateral sides of the neural spine are
203 thickened being more developed the mid-anterior portion. Both the anterior and posterior
204 margins of the neural spine are sharp (Fig. 4E, G).

205

206 The remaining vertebrae vertebrae are approximately the eleventh, twelfth and thirteen
207 dorsals (Fig. 5A-L). These vertebrae have amphicoelous centra in which the posterior
208 articular facet are deeply concave. The anterior and posterior articular facets of the centra
209 are oval in profile. The centra are spool-shaped with expanded and thickened anterior and
210 posterior articular margins in ventral view, but form rectangular cylinder when viewed
211 laterally (Fig. 5B, F, J). A prominent ventral keel is present in the eleventh and twelfth
212 dorsals. The prezygapophyses are slightly extended beyond the anterior margin of the
213 centra and increase in size through the series. Their oval facets are ventrolaterally directed
214 forming an angle of 90 degrees between them. The ventral margins of the prezygapophyses
215 are nearly in contact. The parapophyses, restricted to small and rugose facets, are located
216 on the anterior margins of the transverse processes near their bases (Fig. 5A, E, I). Only
217 the left transverse processes of the twelfth and thirteen dorsals are nearly complete but
218 distorted (Fig. 5 A, E). Despite distortion, it appears that the transverse processes were
219 probably horizontal. In dorsal view, the left transverse process of the twelfth dorsal is
220 posterolaterally directed (Fig. 5L), whereas in the preceding dorsal it is laterally directed.
221 In these vertebrae the posterior surface of the base of the transverse processes are less

222 excavated than the more anterior dorsals. The postzygapophyses are located at the base
 223 of the neural spine level with the posterodorsal margin of the transverse processes and
 224 they project slightly ventrolaterally. A large and deep vertical recess at the base of the
 225 neural spine separates the postzygapophyses (Fig. 5C, G, K). The facets of the
 226 postzygapophyses are oval and ventrolaterally directed forming an angle of 90 degrees
 227 between them. The prezygapophyses are extended well beyond the posterior margin of
 228 the centra and increase in size through the series. The neural spines are anteroposteriorly
 229 expanded and transversely flattened. The anterior margins of the neural spines are sharp-
 230 edges as is the case for the posterior margin of the eleventh dorsal (Fig. 5 A, C). In the
 231 other two succeeding dorsals only a portion of the neural spine immediately above the
 232 postzygapophyses is preserved. Except in the thirteen, the anterior half of the neural spine
 233 in the preceding dorsals is mediolaterally thickened. However, in the thirteenth dorsal the
 234 posterior margin of the neural spine is somewhat thicker.

235

236 A nearly complete dorsal vertebra (Fig. 5M-P), a dorsal centrum and a neural spine with
 237 postzygapophyses (Fig. 3D-G) represent elements of the posterior dorsal series. These
 238 elements are different from those of the anterior and mid-dorsal series. Both centra are
 239 anteroposteriorly compressed, compared with the preserved anterior and mid-dorsal
 240 vertebrae, with thickened and transversely expanded rims. The anterior articular facet is
 241 flat whereas the posterior articular facet is deeply concave. The transverse processes are
 242 broken showing a rhomboid cross-section. The prezygapophyses are ventromedially
 243 directed and separated from the midline by a shallow groove. The postzygapophyses are
 244 located at the base of the neural spine and separated by an extremely tall and deep recess
 245 that extends apically along the preserved neural spine (Figs. 3F, G and 5O). The smooth
 246 articular facets of the postzygapophyses are ventromedially directed and oval. The

247 postzygapophyses extend beyond the posterior margin of the centrum. The neural spines
 248 are anteroposteriorly shortened with sharp anterior margins and thickened posterior
 249 margins (Fig. 3D, F and 5M, O). The borders that define the posterior recess on the neural
 250 spines are sharp.

251 Several incomplete dorsal neural spines are also preserved (Fig. 6). The three most
 252 complete (CMP-MS-03-17, -16, -18) are 310, 240 and 235 mm in height, respectively.
 253 The morphology and texture of the surface of the neural spine fragment CMP-MS-03-08
 254 is similar to that of CMP-MS-03-05 (thirteenth dorsal). Similarly, the neural spine
 255 fragments CMP-MS-03-17 and CMP-MS-03-29 are probably related with the twelfth of
 256 the series (CMP-MS-03-07) of *CMP-MS-03*. This implies, at least, for two mid-dorsals
 257 that neural spines height are more than 4.3 times the height of its respective centra (Fig.
 258 7).

259

260 The morphology of the dorsal vertebrae of *CMP-MS-03* resembles those of
 261 *Mantellisaurus atherfieldensis* [18,4] in having relatively rectangular cylindrical centra.
 262 As in *Hypselospinus fittoni* [6] and *Mantellisaurus atherfieldensis* [18,4] dorsal vertebrae
 263 present a ventral midline keel, however, the ventral keel disappears in the twelfth dorsal
 264 in *Jinzhousaurus yangi* [19]. The absence of thickened articular margin in the dorsal
 265 centra distinguishes *CMP-MS-03* from *Hypselospinus fittoni*. As is widely distributed
 266 among styracosternan iguanodontians, a deep recess between postzygapophyses is
 267 present in mid-posterior dorsal of *CMP-MS-03*. However, the vertical recess of *CMP-*
 268 *MS-03* is unique among styracosternans in being remarkably tall, (as much as 2.6 times
 269 spine axial length, compared to 0.9 in *Iguanodon bernissartensis* (“Individu S”) [6], 1 in
 270 *Barilium dawsoni* (NHMUK R798) [20] or 0.7 in *Eolambia* (CEUM 52053). The dorsal
 271 neural spines of *CMP-MS-03* are remarkably elongated distinguishing from those of

272 *Barilium dawsoni* [20], *Bolong yixianensis* [21], *Hippodraco scutodens* [22],
 273 *Iguanacolossus fortis* [22], *Iguanodon bernissartensis* [23,4], *Jinzhousaurus yangi* [19],
 274 *Lanzhousaurus magnidens* [24], *Lurdusaurus arenatus* [25], and *Mantellisaurus*
 275 *atherfieldensis* [18,4] that possess relatively short neural spines. The remarkable
 276 elongation of their dorsal neural spines distinguishes *CMP-MS-03*, *Hypselospinus fittoni*
 277 and *Ouranosaurus nigeriensis* from the aforementioned taxa. Nevertheless, in *CMP-MS-*
 278 *03* the dorsal neural spines are vertically arranged, in contrast to the obliquely inclined
 279 neural spines of *Hypselospinus fittoni* [26]. Despite being comparatively short, the dorsal
 280 neural spines of *Barilium dawsoni* [20], *Hippodraco scutodens* [22] and *Mantellisaurus*
 281 *atherfieldensis* [18,4] are also posteriorly inclined. The neural spines of *CMP-MS-03*
 282 resemble those of *Ouranosaurus nigeriensis* [27] in being more anteroposteriorly
 283 expanded distally than proximally. However the neural spines of *Ouranosaurus*
 284 *nigeriensis* are characterized by their extremely height (as much as 9 times centrum
 285 height). In *CMP-MS-03* the neural spines height is more than 4.3 times the height of its
 286 respective centra. This ratio is similar to that of GPIT 1802/1 (4.5), fifth or sixth dorsal,
 287 in which the neural spine is complete in height [28]. In *Mantellisaurus atherfieldensis* the
 288 height of the spine is 2.5 times the centrum height [4], 2.8 in *Hypselospinus* (NHMUK
 289 R604), 2 in *Iguanodon bernissartensis* [4] and *Bolong yixianensis* [21], or 1 in
 290 *Lurdusaurus arenatus* (MNHN GDF 1700). Based on comparisons with *Ouranosaurus*
 291 *nigeriensis* [27] in which the mid-dorsal neural spines are the highest of the series, it
 292 seems likely that the ratio between the centrum height and the neural spine height might
 293 be higher for the eleventh and the twelfth dorsals of *CMP-MS-03*. Although they are
 294 incomplete both proximally and distally, the ratio of the preserved height and the axial
 295 length of the neural spine (measured at mid-height) is equal to 4.14 in *CMP-MS-03-08*,
 296 3.85 in *CMP-MS-03-03* and 4.28 *CMP-MS-03-16*. This ratio is relatively similar to that

297 of GPIT 1802/1 (4.25), a dorsal vertebra for an indeterminate iguanodontian from the
 298 upper Hauterivian-lower Barremian Pinilla de los Moros Formation (Burgos, Spain) [28].
 299 The complete neural spine of this vertebra differs from the preserved neural spines of
 300 *CMP-MS-03* by its parallel-sided anterior and posterior margins [28]. In other
 301 styracostenarins such as *Barilium dawsoni* [20], *Iguanodon bernissartensis* [23,4],
 302 *Lanzhousaurus magnidens* [24] and *Mantellisaurus atherfieldensis* [18,4] the dorsal
 303 neural spines are also parallel-sided.

304 **Dorsal ribs.** The proximal ends of two dorsal ribs (Fig. 8) together with several
 305 fragments of dorsal shafts are preserved. Both proximal fragments show similar features
 306 but are distinct in size and are probably representatives of the anterior dorsal series. A
 307 long and transversely compressed neck with subparallel margins separates the capitulum
 308 and the tuberculum. In both ribs, the capitulum is thickened, rugose and suboval in
 309 outline. The tuberculum is suboval and forms a very short and thickened articular process.
 310 In both ribs the tuberculum is located dorsal to the base of the capitulum. The preserved
 311 shaft of the rib is subtriangular in cross-section with the apex pointing anterolaterally.
 312 There is a well-marked ridge originating at the base of the tuberculum that extends distally
 313 along the anterolateral surface of the shaft (Fig. 8A).

314

315 **Sacrum.** The sacrum consists of six firmly co-ossified sacral vertebrae (Fig. 9).
 316 Centrum of the first preserved vertebra is similar to those of the sacrodorsal in
 317 *Mantellisaurus* (Norman, 1986) and it is also placed anteriorly to the anterior border of
 318 the sacral yoke. However, it bears a small posteriorly directed sacrodorsal rib that contact
 319 with the sacral yoke. This first vertebra can be regarded as a sacrodorsal, so the sacrum
 320 is composed of five true sacral vertebrae (Fig. 9B,C). The sacrum is slightly convex
 321 dorsally along its length (Fig. 9C). The centrum of the sacrodorsal is large and massive

322 with anterior and posterior articular faces that are expanded laterally and compressed
 323 dorsoventrally. The profile of the anterior facet of the centrum is elliptical and slightly
 324 indented dorsally for the neural canal. The margins of the anterior articular facet are
 325 rugose, thickened and everted. The anterior articular facet is flat showing a slight central
 326 convexity. The ventral surface of this sacrodorsal centrum is flat and subquadrangular
 327 (Fig. 9B). Dorsally, the neural arch is located in the middle of the centrum. The
 328 prezygapophyses are large, ventromedially inclined and slightly overhang the anterior
 329 face margins (Fig. 9A). The short and horizontal transverse processes are located
 330 immediately posterior to the prezygapophyses, and are triangular in section with the apex
 331 facing ventrally. The base of the incomplete neural spine is anteroposteriorly short. The
 332 dorsosacral rib is borne on the ventral surface of the transverse process and the lateral
 333 surface of the neural arch. The shaft of the dorsosacral rib is thin anteroposteriorly. The
 334 distal end of the sacrodorsal rib is fused to the sacrocostal yoke. A small and circular
 335 foramen, related to the lateral nerves [23], is located in the posterior part of the neural
 336 canal wall.

337

338 Sacrals 1 to 3 have spool-like centra with modestly keeled ventral surfaces (Fig. 9B).
 339 However, the keel is restricted to the anterior half of the centra in sacra 2 and 3. In these
 340 sacral vertebrae, the neural arches and sacral ribs are clearly positioned in the
 341 intercentrum position. Because of that, the neural arch of the sacral 1 is very close to that
 342 of the sacrodorsal vertebra, what it is also evident by the closely associated facets from
 343 the sacrodorsal and first sacral ribs on the medial surfaces of the ilia. The transverse
 344 processes of the sacrals 1–3 are sub-triangular in section with the apex facing ventrally,
 345 horizontally directed, and slightly longer than those of the sacrodorsal vertebra. The bases
 346 of the neural spines of the sacrals 1–3 are fused to each other. The ribs of sacrals 1–3 are

robust and ventrolaterally fused to form the sacral yoke (Fig. 9B). Large foramina for lateral nerves [18] are present between the neural arches. The centra of sacral 4 and 5 are transversely broad compared with those of sacral 1–3. The ventral surfaces of the centra of sacral 4–5 are subquadrangular, and sacral 4 preserves an anteroposteriorly short and transversely broad modest keel located anteriorly. In contrast, in sacral 5 the ventral surface is un-keeled and gently convex (Fig. 9B). As in foregoing sacral (s1–s3) the neural arch of sacral 4 is positioned in the intercentrum position. In sacral 5, the posterior facet of the centrum is elliptical, bears slightly expanded margins, and its surface is concave. The neural arch is positioned in the middle of the centrum. The transverse processes are short, whereas the sacral ribs are well-developed to form a large anteroventrally inclined platform in lateral view. Both postzygapophyses are preserved and they slightly overhang the posterior centrum face margins. The postzygapophyses are small, almost vertical and have oval articular facets.

As in *Ouranosaurus* [27], the sacrum of *CMP-MS-03* is characterized by the presence of six co-ossified sacral vertebrae. In *Barilium dawsoni* [20] and *Mantellisaurus atherfieldensis* [18,4] the sacrum comprises seven co-ossified sacral vertebrae, a condition also probably present in *Hypselospinus fittoni* (NHMUK R811) [6] and *Lurdusaurus arenatus* [25]. *Iguanodon bernissartensis* [23,4] can be distinguished from the aforementioned taxa by the presence of eight co-ossified sacral vertebrae [4]. The sacrum of *CMP-MS-03* differs from that of *Ouranosaurus* by having a sacrodorsal with a flat ventral surface and modestly keeled ventral surfaces in the first to fourth true sacral vertebrae. As in *Ouranosaurus* the ventral surface of the last sacral vertebra is transversely convex. The sacrum of *CMP-MS-03* can be distinguished from that of *Barilium dawsoni* [20] and *Mantellisaurus atherfieldensis* (NHMUK R5764) [18] by the absence of a midline keel in the ventral surface in the last sacral vertebral centrum. It can

372 be also distinguished from that of *Iguanodon bernissartensis* (IRSNB 1722) [23] by the
 373 absence of a flattened ventral surface in the last sacral vertebral centrum. As in
 374 *Hypselospinus fittoni* (NHMUK R811) [6] the centrum of the first three true sacral
 375 vertebrae (s1 to s3) are spool-like and modestly keeled ventrally. However in
 376 *Hypselospinus fittoni* the centra are mildly centrally constricted [6] whereas in *CMP-MS-*
 377 *03* the centra of the equivalent vertebrae are more markedly constricted (Fig. 9B) and the
 378 keels of sacral 2 and 3 are restricted to the anterior half of the centra. In *Mantellisaurus*
 379 *atherfieldensis*, centra of sacral 2 and 3 are markedly constricted at midlength as is seen
 380 in *CMP-MS-03* but keeled along the entire centrum length (NHMUK R11521).

381 **Haemal arches.** Two haemal arches are preserved: a nearly complete one and the
 382 proximal portion of a second one (Fig. 10). The proximal surface of the haemal arch is
 383 transversely expanded and bears two articular facets. In addition, a shallow ridge divides
 384 each of these articular facets into an anterior and a posterior oblique portion. The anterior
 385 portion of each articular facet is larger and more steeply inclined than the posterior portion
 386 of the facet (Fig. 10B, E). A dorsoventrally elongate and large haemal canal is present
 387 (Fig. 10A, D). Just below the haemal canal the shaft of the haemal arch is subcircular in
 388 section. Anteriorly along the midline of the proximal portion of the haemal arch shaft
 389 there is a shallow groove. Most of the shaft is preserved in *CMP-MS-03-14* and it is thin,
 390 tubular, and curved posteriorly (Fig. 10A-C). The shaft of this haemal arch lacks its distal
 391 end and is crushed.

392

393 The fused articular facets and the morphology of the shaft, in the case of *CMP-MS-03-*
 394 *14*, suggest that both haemal arches may have been associated with anterior caudal
 395 vertebrae [20]. In addition, the thin and pointed shaft of *CMP-MS-03-14* probably
 396 corresponds to the first haemal arch of the caudal series. The most complete haemal arch

397 preserved is similar in morphology to the first haemal arch of *Mantellisaurus*
 398 *atherfieldensis* (IRSNB 1551) [18] and the first three haemal arches of *Iguanodon*
 399 *bernissartensis* (IRSNB 1534) [23].

400 **Ilium.** Both ilia are preserved and almost complete. The left ilium lacks the anterior end
 401 of the preacetabular process and a small area from the dorsal margin above the ischiadic
 402 peduncle (Figs. 11 and 12A, C, E). The right ilium is more complete but just a portion of
 403 the preacetabular process is preserved (Fig. 12B, D, F). The preserved preacatabular
 404 process of the ilium is anteroposteriorly long and vertical. Its curves anteroventrally and
 405 slightly laterally and becomes increasingly transversely compressed anteriorly (Fig. 12A,
 406 C, E). The dorsal margin of the preacetabular process is transversely thick and rounded
 407 whereas the ventral margin is also transversely rounded but thinner. The medial surface
 408 of the preacetabular process has a prominent ridge located near its dorsal margin and
 409 extends anteriorly from the anterior border of the sacrodorsal vertebra rib facet (Fig. 12C).
 410 The ventral margin of the preacetabular process curves ventrally to merge with the
 411 anterodorsal margin of the pubic peduncle (Fig. 12C, D). The pubic peduncle is an
 412 anteroventrally extending process with a triangular cross-section. The posteroventral
 413 surface of the pubic peduncle is concave, transversely thickened and it forms the
 414 anterodorsal part of the acetabular margin. Medially, the anterodorsal margin of the pubic
 415 peduncle merges with a ridge that bordered the facet for the sacrodorsal rib and continues
 416 with the medial ridge that extends along the preacetabular process. The acetabular margin
 417 is laterally sharp and transversely broad (Fig. 12 E, F). In lateral view the acetabular
 418 margin forms a broad and deeply concave embayment (Fig. 12 A, B). The ischiadic
 419 peduncle of the ilium is strongly expanded laterally and stepped. Its anterior margin forms
 420 the posterodorsal portion of the acetabular margin. Most of the dorsal margin of the main
 421 iliac blade displays a slight lateral overhang to its dorsolateral edge. The dorsal margin

422 of the ilium above pubic and ischiadic peduncles and acetabulum is straight in lateral
 423 view (Fig. 12B). From the base of the preacetabular process, the dorsal margin of the iliac
 424 blade thickens posteriorly to form a laterally everted rim dorsal to the ischiadic peduncle.
 425 From this point the dorsal margin of the postacetabular process of the ilium slopes
 426 posteroventrally (Fig. 12 A, B). The postacetabular process of the ilium is triangular and
 427 tapers posteriorly in lateral view (Fig. 12 A, B). Posterior to the ischiadic peduncle the
 428 ventral margin of the postacetabular process inclines posterodorsally to meet the dorsal
 429 surface at the distal end. The distal end of the postacetabular process is expanded and its
 430 ventral surface forms a shallow arched brevis fossa. Laterally a distinct ridge bounds the
 431 brevis fossa whereas its medial margin is sharp. The medial surface of the ilium possesses
 432 a pronounced ridge that extends from the preacetabular medial ridge to the posterior tip
 433 of the postacetabular process. Along this ridge the medial surface is excavated by a series
 434 of facets for attachment of the sacral transverse processes and dorsal parts of the sacral
 435 ribs (Fig. 12 C, D). Three sacral rib facets are clearly distinguish, the first two are closely
 436 packed and located near the dorsal margin of the ilium, whereas the third one is located
 437 above the ischiadic peduncle and slightly below the previous facets (Fig. 12 C, D).
 438 Posterior to this third facet the medial surface of the postacetabular process below the
 439 ridge is striated. Immediately posterior to the ischiadic peduncle the medial ridge is
 440 upwardly directed parallel the ventral margin of the postacetabular process to meet the
 441 dorsal margin of the ilium level to the inflection point in which it margin slopes
 442 posteroventrally. At this point, the medial ridge also extends parallel to the dorsal margin
 443 of the iliac blade to meet the distal end, and forms a medially expanded and shallowly
 444 concave platform.
 445

446 The ilium of *CMP-MS-03* is similar in morphology to that of *Mantellisaurus*
 447 *atherfieldensis* (IRSNB 1551, NHMUK R5764, R6462, R11521) [29, 18, 30] and
 448 *Hypselospinus fittoni* (NHMUK R1635) [6]. However, *CMP-MS-03* lacks the small
 449 medioventral flange, medial to the brevis fossa, that is visible laterally in the
 450 postacetabular process of the ilium in *Mantellisaurus atherfieldensis* (NHMUK R11521,
 451 R6462) [18,4] and *Hypselospinus fittoni* (NHMUK R1635) [6]. A similar medioventral
 452 flange to that of *Hypselospinus* is present in the ilium of *Lurdusaurus arenatus* [25]. As
 453 in *Hypselospinus fittoni* (NHMUK R1834), *Iguanacolossus fortis* [22], *Lurdusaurus*
 454 *arenatus* [25] and *Ouranosaurus nigeriensis* [27], the preacetabular process of the ilium
 455 in *CMP-MS-03* is transversely compressed and vertical, differing from the lateral torsion
 456 shown by *Barilium dawsoni* [20], *Bolong yixianensis* [21], *Delapparentia turolensis* [2],
 457 *Iguanodon bernissartensis* [23,4], *Iguanodon galvensis* [5], *Mantellisaurus*
 458 *atherfieldensis* [18,4] and *Proa valdearinnensis* [6]. In *CMP-MS-03* the ischiadic
 459 peduncle of the ilium is strongly expanded laterally and stepped as in *Barilium dawsoni*
 460 [20], *Hypselospinus fittoni* [6] and *Mantellisaurus atherfieldensis* [18]. The ilium of
 461 *CMP-MS-03* can be distinguished from that of *Barilium dawsoni* [20], *Bolong yixianensis*
 462 [21], *Delapparentia turolensis* [2], *Iguanodon bernissartensis* [23,4], *Iguanodon*
 463 *galvensis* [5], *Ouranosaurus nigeriensis* [27] and *Proa valdearinnensis* [3] in having a
 464 straight dorsal margin between the pubic and ischiadic peduncles. The presence of a
 465 straight dorsal margin of the iliac blade is a feature shared with *Hypselospinus fittoni* [6],
 466 *Jinzhousaurus yangi* [19], *Lurdusaurus arenatus* [25] and *Mantellisaurus atherfieldensis*
 467 [18,4]. As in the latter taxon [4] the dorsal margin of the main iliac blade of *CMP-MS-03*
 468 presents a slightly lateral overhang to its dorsolateral margin. The ilia of *CMP-MS-03* and
 469 *Barilium dawsoni* [20] differ in the morphology of the postacetabular process. In the
 470 former, it is triangular and tapers posteriorly, while in the latter the ventral margin lies

471 horizontally [4]. A horizontal ventral margin of the postacetabular process is also present
 472 in *Bolong yixianensis*, but this styracosternan possesses a remarkably dorsoventrally
 473 narrow postacetabular process [21]. The ilium of *CMP-MS-03* can be differentiated from
 474 that of *Iguanodon bernissartensis* [23,4] and *Iguanodon galvensis* [5] by the presence of
 475 an inflection point in the dorsal margin of the postacetabular process that abruptly slopes
 476 posteroventrally (Fig. 12A, B). The absence of a laterally visible brevis shelf and fossa is
 477 a feature that distinguishes *CMP-MS-03* from *Jinzhousaurus yangi* [19]. The presence of
 478 a medial ridge on the postacetabular process that slopes posterodorsally to meet the point
 479 in which the dorsal margin of the ilium slopes posteroventrally is a unique feature of
 480 *CMP-MS-03* (see arrow in Fig. 12E). In *Hypselospinus fittoni* (NHMUK R1635),
 481 *Iguanacolossus fortis* [23], *Lurdusaurus arenatus* [25] and *Ouranosaurus nigeriensis*
 482 [27], and *Osmakasaurus depressus* [31], the medial ridge on the postacetabular process
 483 is horizontal. As in *CMP-MS-03*, the medial ridge of the postacetabular process of
 484 *Mantellisaurus atherfieldensis* (NHMUK R11521, R6462) [18], slopes posterodorsally
 485 but ends in the posterior tip of the postacetabular process not reaching the dorsal margin.

486 **Pubis.** Both pubes are very incomplete. The right pubis comprises part of the acetabular
 487 margin, the iliac peduncle and the proximal portion of the anterior process (Figs. 11 and
 488 13E, F); whereas the left pubis preserves the iliac peduncle, the acetabular margin, part
 489 of the ischial peduncle and the base of the posterior process (Fig. 13G, H). The preserved
 490 anterior process is dorsoventrally deep, blade-like and transversely compressed.
 491 Laterally, the dorsal margin of the anterior pubic process curves anterodorsally whereas
 492 the ventral margin is sinuous and anteriorly curves anteroventrally, so the presence of a
 493 dorsoventrally expanded distal tip cannot be ruled out (Fig. 13E, F). The dorsal margin
 494 of the anterior process is transversely thick, rounded and curves medially, whereas the
 495 ventral margin is transversely thin and sharp-edged. The iliac peduncle is subtriangular

in posterior view, and it is located posterodorsal to the base of the anterior process. The subtriangular acetabular surface is dorsoventrally concave and ventrally directed (Fig. 13E, F). The ischial peduncle is incomplete. It is located near the base of the posterior pubic process just above the obturator foramen. Associated with the obturator foramen there is an oblique obturator channel located at the base of the posterior pubic process. Just the proximal portion of the posterior pubic process is preserved (Fig. 13G, H) being rod-shaped and roughly circular in cross-section.

The morphology of the preserved pubes of *CMP-MS-03* is similar to the equivalent portion in *Barilium dawsoni* (NHMUK R802) [20], *Delapparentia turolensis* [2], *Hypselospinus* (NHMUK R811) [6], *Iguanodon bernissartensis* (IRSNB 1534) [23] *Mantellisaurus atherfieldensis* (IRSNB 1551, NHMUK R5764) [18,26] and *Ouranosaurus nigeriensis* [27]. Despite the anterior pubic process lacking its anterior end, it seems likely that the dorsoventral expansion of the anterior pubic process of *CMP-MS-03* begins at the midpoint of the length of the process as in *Hypselospinus* (NHMUK R1831) [6], *Mantellisaurus atherfieldensis* (IRSNB 1551, NHMUK R5764) [18,26] and *Ouranosaurus nigeriensis* [27]. *CMP-MS-03* can be distinguished from *Delapparentia turolensis* [2], *Lurdusaurus arenatus* [32], *Iguanodon bernissartensis* (IRSNB 1534) [23], *Iguanodon galvensis* [5] and *Proa valdearinnoensis* [3] by the presence of an anterior pubic process that is short and deep. This condition is similar to that of *Hypselospinus* (NHMUK R1831) [6], *Lanzhousaurus magnidens* [28], *Mantellisaurus atherfieldensis* (IRSNB 1551, NHMUK R5764) [18,26] and *Ouranosaurus nigeriensis* [27]. This contrasts with the relatively elongate and narrow anterior pubic process of *Barilium* (NHMUK R3788) [20], *Delapparentia turolensis* [2], *Iguanodon bernissartensis* (IRSNB 1534) [24], *Iguanodon galvensis* [5], *Jinzhousaurus yangi* [19]

521 and *Proa valdearinnensis* [3]. As in *Hypselospinus* [6], *Iguanodon* [23], *Mantellisaurus*
522 [18], *Jinzhousaurus* [19], *Ouranosaurus* [27] and *Proa* [3] the rod-shaped posterior
523 process of the pubis in is *CMP-MS-03* circular.

524 **Ischium.** The left ischium is nearly complete (Figs. 11 and 13A, B), but only the ischial
525 peduncle and two fragments of the ischial shaft were recovered from the right ischium
526 (Fig. 13C, D). The proximal end of the ischium is anteroposteriorly expanded and
527 transversely compressed. This proximal end is divided into two processes, the
528 anterodorsal pubic and the posterodorsal iliac peduncles (Fig. 13A, B). The articular
529 surface of the pubic peduncle is rugose and triangular. The posterior margin of the pubic
530 peduncle forms the ventral portion of the acetabulum. The ventral margin of the pubic
531 peduncle is not completely preserved, but in lateral view, the pubic peduncle is narrower
532 than the iliac peduncle. The articular surface of the iliac peduncle is sub-rectangular,
533 highly rugose and bears a central depression. The anterior margin of the iliac peduncle
534 forms the posterodorsal part of the acetabular margin. In lateral view, the posterior margin
535 of the iliac peduncle displays a pronounced curvature (Fig. 13A, D). In lateral view the
536 acetabular margin is markedly concave. Laterally, the acetabular margin possesses a
537 clearly defined stepped groove that extends along it between the iliac and pubic peduncles
538 (Fig. 13A). The obturator process is located anteriorly on the ventral margin of the ischial
539 shaft. The obturator process is an anteriorly projecting and large sub-triangular process
540 that ends in a rounded tip and is transversely compressed (Fig. 13A, B). The elongated
541 shaft of the ischium is probably straight along its length (Fig. 13A, B). Proximally, the
542 shaft is sub-triangular in section, with the apex facing laterally, and bears a prominent
543 ridge that extends longitudinally from the base of the pubic peduncle to midshaft in lateral
544 view. A second prominent lateral ridge extends longitudinally from the base of the
545 obturator process to midshaft. From midlength, the section of the ischial shaft becomes

546 ellipsoidal, grading to semicircular distally, with a convex lateral surface and a flat medial
 547 surface. In addition, the medial surface of the ischial shaft immediately posterior to
 548 midlength is highly striated, representing the ischial symphysis. The distal end is slightly
 549 anteroposteriorly and laterally expanded but does not form an expanded boot (Fig. 13A,
 550 B). The distal surface is rugose and sub-triangular in ventral view.

551 The morphology of the ischium of *CMP-MS-03* is similar to those of *Mantellisaurus* [18]
 552 and *Jinzhousaurus* [19]. As in *Mantellisaurus* [18] the shaft of the ischium is narrow
 553 angular-sided. The ischium of *CMP-MS-03*, *Jinzhousaurus* and *Mantellisaurus* can be
 554 distinguished from those of *Delapparentia* (MPZ 2014/328) [33], *Hypselospinus*
 555 (NHMUK R811) [6], *Iguanodon bernissartensis* [23] and *Lurdusaurus arenatus* [32] in
 556 having a straight ischial shaft. In *Ouranosaurus* the ischial shaft is slightly bowed dorsally
 557 at its distal portion [27], whereas in *Bolong* the preserved shaft of the left ischium is
 558 bowed but it is straight in the right ischium [21]. A markedly concave acetabular margin
 559 is present in the ischia of *CMP-MS-03*, *Hippodraco* [22], *Iguanodon bernissartensis* [23],
 560 *Mantellisaurus* [18] and *Ouranosaurus* [27] differing from the gently concave acetabular
 561 margin of *Barilium* (NHMUK R802) [20], *Bolong* [21], *Delapparentia* [2,33],
 562 *Hypselospinus* (NHMUK R1635, R811) [6] and *Jinzhousaurus* [19]. Both in *Bolong* [21],
 563 *Lurdusaurus* [25] and *Ouranosaurus* [27], the obturator process is closer to the pubic
 564 peduncle than in *Barilium* (NHMUK R3788) [20], *CMP-MS-03* (Fig. 13A, B),
 565 *Mantellisaurus* (NHMUK R11521), *Hypselospinus* (NHMUK R1635, R811) [6] and
 566 *Iguanodon bernissartensis* (IRSNB 1534) [23] enclosing a deep and narrow embayment.
 567 In the latter taxa, this embayment is wider and less deep. The ischium of *CMP-MS-03*
 568 differs from *Mantellisaurus* (NHMUK R11521) [4] and *Jinzhousaurus* [19] in lacking an
 569 anteriorly expanded boot in its distal end. An expanded boot is also present in
 570 *Hypselospinus* (NHMUK R811) [6], *Lurdusaurus arenatus* [32], *Iguanodon* [23] and

571 *Ouranosaurus* [27]. In *Bolong yixianensis* the distal end of the ischium terminates in a
 572 moderately expanded knob [21]. In *Ouranosaurus* [27] the pubic peduncle is wider than
 573 the iliac peduncle, whereas in *CMP-MS-03* and other European basal styracosternans
 574 such as *Delapparentia* [33], *Iguanodon bernissartensis* (IRSNB 1534) [23],
 575 *Hypselospinus* (NHMUK R811) or *Mantellisaurus* (NHMUK R11521), the reverse is the
 576 case. As in *Hypselospinus* (NHMUK R1635) and *Mantellisaurus* (NHMUK R11521) a
 577 lateral stepped groove is present immediately below the acetabular margin between the
 578 iliac and pubic.

579 **Tibia.** Only the left tibia is preserved and is nearly complete (Fig. 14). The proximal end
 580 of the tibia is expanded anteroposteriorly (Fig. 14A, B). The flat proximal surface is
 581 highly rugose and inclined posteroventrally. The blade-shaped cnemial crest is
 582 compressed transversely and slightly curves laterally (Fig. 14D). The anterior margin of
 583 the cnemial crest is rounded in lateral or medial view (Fig. 14A, B). The medial surface
 584 is convex whereas the lateral surface is gently concave. The fibular condyle is projects
 585 laterally and possesses a shallow notch in the midposterior part. The posterior margin of
 586 the tibia and the fibular condyle are separated by a deep and narrow cleft (Fig. 14E). The
 587 shaft of the tibia is straight.

588

589 The distal end of the tibia is expanded transversely and is distinctly asymmetrical (Fig.
 590 14A, B). The lateral and medial malleoli are separated by a pronounced step (Fig. 14A).
 591 The lateral malleolus projects further ventrally than the medial malleolus. The flat
 592 anterior surface of the lateral malleolus, onto which the fibula articulates, is striated. The
 593 lateral margin of the lateral malleolus is rounded, narrow and slightly expands distally.
 594 The medial malleolus is triangular and projects farther anteromedially (Fig. 14F). The

595 medial surface of the medial malleolus is flat whereas the anterior surface is convex.
 596 Distally the facet for the astragalus is rugose.
 597 The tibia of *CMP-MS-03* is very similar in morphology to those of *Mantellisaurus* [18]
 598 and *Ouranosaurus* [27] and more slender and lightly built than in *Iguanodon*
 599 *bernissartensis* [23]. The tibia of *Ouranosaurus* differs from *CMP-MS-03* in having a
 600 ventrally inclined cnemial crest in lateral view [27], whereas in *Lurdusaurus* the cnemial
 601 crest is anterodorsally inclined [25]. The tibia of *CMP-MS-03* can be distinguished from
 602 that of *Barilium dawsoni* (NHMUK R4771) [20] and *Mantellisaurus atherfieldensis*
 603 (IRSNB 1551) [18] by the absence of a prominent cnemial crest. Differing from these
 604 two species, ventral to the proximal expansion, the tibia of *CMP-MS-03* gently narrows
 605 to form the shaft (Fig. 14A, B). However, the cnemial crest of the tibia of *CMP-MS-03* is
 606 not as weakly developed as in *Bolong yixianensis* (YHZ-001) [21].

607 **Phylogenetic analysis**

608 To establish the phylogenetic relationships of *CMP-MS-03* we carried out two separate
 609 phylogenetic analyses. A first analysis was based on the data matrix of McDonald et al.
 610 [3], which was recently modified to include new data from *Fukuisaurus* and *Koshisaurus*
 611 [34] and *Delapparentia* [35]. In addition, as in Shibata and Azuma [34], *Kukufeldia* was
 612 excluded whereas character 110 was scored following Gasca et al. [35]. The final data
 613 matrix includes 69 taxa and 135 characters (S2 Supporting Information) and was
 614 processed with the phylogenetic software TNT [36] using a ‘Traditional search’ (the
 615 starting trees were Wagner with a random seed of 1 and 9999 replicates; the tree bisection
 616 reconnection algorithm was used with 10 trees saved per replication). The analysis
 617 recovered 3240 most parsimonious trees (MPTs) with lengths of 427 steps [Consistency
 618 Index (CI)=0.468, Retention Index (RI)=0.797]. As in McDonald, 2012, the strict
 619 consensus tree was very poorly resolved. Two iguanodontian clades are supported:

620 Rhabdodontidae (*Muttaborrasaurus*, *Rhabdodon*, (*Zalmoxes robustus*, *Z. shqiperorum*))
621 and *Tenontosaurus* (*T. dossi* + *T. tilletti*), but nearly the whole of Iguanodontia is
622 recovered in an unresolved polytomy. In order to improve the resolution a second search
623 was made. Using PAUP 4.10b [37], the maximum agreement subtree was calculated, but
624 *CMP-MS-03* was among the 27 taxa excluded from the subtree. To better explore the
625 systematic position of *CMP-MS-03*, it was composed a new data matrix removing all the
626 taxa excluded in the maximum agreement subtree, but not *CMP-MS-03*. This new data
627 matrix includes 42 taxa and 135 characters and was analysed in TNT with the same
628 procedure described above. This analysis recovered 801 maximum agreement subtrees
629 with lengths of 347 steps, [Consistency Index (CI)=0.576, Retention Index (RI)=0.869].
630 In the strict reduced consensus tree (Fig. 15), in addition to Iguanodontia, Ankylopollexia
631 and Stryacosterna were also recovered as clades. Nevertheless, with the exception of
632 *Iguanacolossus* and the clade (*Gilmoresaurus* (*Bactrosaurus*, (*Shuangmiaosaurus*
633 (*Telmatosaurus*, (*Edmontosaurus*, *Corythosaurus*))))), the rest of styracosternans,
634
635 A second analysis was performed based on the data matrix of Norman [6]. The data matrix
636 includes 28 taxa and 105 characters (S3 Supporting Information) and was analyzed using
637 TNT [36] using a ‘Traditional search’. The starting trees were Wagner with a random
638 seed of 1 and 1000 replicates: the tree bisection reconnection algorithm was used with
639 100 trees saved per replication. The analysis of the matrix of Norman [6] recovered just
640 one most parsimonious tree (MPT) with lengths of 314 steps [Consistency Index
641 (CI)=0.576, Retention Index (RI)=0.781]. Note that character state 1 for character 72
642 (middle to posterior dorsal vertebra neural spine proportions) has been reinterpreted and
643 recoded for tall and narrow, axial length <50% of height. The tree (Fig. 16) recovered a
644 similar topology to that obtained by Norman [6] and places *CMP-MS-03* as the sister

645 taxon to *Mantellisaurus atherfieldensis* in a clade with the topology (*Iguanodon*
646 *bernissartensis*, (*CMP-MS-03*, *Mantellisaurus*)) within non-hadrosauriform
647 Styracosterna. *CMP-MS-03* and *Mantellisaurus* are united by sharing a straight (character
648 95, state 0), narrow and angular-sided (character 96, state 2) ischial shaft. As in the tree
649 topology of Norman [6] ‘iguanodontoid’ styracosternans are recovered as the sister-clade
650 of Hadrosauriformes (sensu Norman [6]). However, the tree topology obtained here
651 differs from that reported by Norman [6] in the position of *Barilium dawsoni*. *Barilium*
652 *dawsoni* is here recovered as the most basal ‘iguanodontoid’ differing from the position
653 recovered in the strict consensus tree of Norman [6] which places *Barilium* within an
654 unresolved polytomy at the base of ‘iguanodontoid’ styracosternans that included a clade
655 consists of *Iguanodon bernissartensis* and *Mantellisaurus* and a clade with the topology
656 (*Proa*, (*Jinzhouosaurus*, *Bolong*)). Other trees derived for the analysis of Norman [6] place
657 *Barilium dawsoni* as the basal taxon of a clade with the topology (*Barilium*, (*Iguanodon*
658 *bernissartensis*, *Mantellisaurus*)) (Figs. 50-52 in [6]). In all of these hypotheses, *Barilium*
659 is a representative of the sister-clade of (*Proa*, (*Jinzhouosaurus*, *Bolong*)) clade within the
660 ‘iguanodontoid’ styracosternans.

661

662 Despite the differences in the character and taxon sampling of the data matrices, both
663 analyses place *CMP-MS-03* close to the Barremian-lower Aptian European
664 styracosternans *Iguanodon bernissartensis* and *Mantellisaurus atherfieldensis*, also known
665 from the Mas de la Parreta quarry in Spain [9].

666 Conclusions

667 Despite the limited material known from the type specimen, a suite of autapomorphies
668 supports the validity of *CMP-MS-03*. In addition, *CMP-MS-03* can be distinguished from
669 those of other styracosternan iguanodontians on the basis of a unique combination of

characters. Regardless of the phylogenetic analysis carried out, *CMP-MS-03* is clearly nested within the clade that contains its synchronic and sympatric contemporary European taxa *Iguanodon bernissartensis* and *Mantellisaurus atherfieldensis*, and the lower Albian *Proa valdearinnoensis* from the Iberian Peninsula.

Styracosternans are by far the most abundantly represented group of dinosaurs in the Arcillas de Morella Formation including, besides *CMP-MS-03*, several individuals assigned to *Iguanodon bernissartensis* and probably to *Mantellisaurus atherfieldensis*. In addition, the recognition of *CMP-MS-03* provides a distinguishing component of the Arcillas de Morella Formation respect to its equivalent upper Wealden facies from northwest Europe (Belgium and England) also characterized by the presence of the medium-large bodied styracosternans *Iguanodon bernissartensis* and *Mantellisaurus atherfieldensis*. Finally, the discovery of *CMP-MS-03* gen. et sp. nov. combined with recent named taxa recognizes the Iberian Peninsula as a highly diverse Early Cretaceous medium-large bodied styracosternan assemblage worldwide.

Acknowledgments

We sincerely thank Victor Beltrán and Vega del Moll S.A. Company for their involvement and collaboration in the localization of the different fossil sites at the Mas de la Parreta Quarry; and Juan Miguel Soler, Miguel Ángel Aguilar and Jesús Royo for specimen preparation. We also thank Paul M. Barrett (Natural History Museum, London), Pascal Godefroit (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels) and Josep Casabó (Museo de la Valltorta, Tirig, Castellón), for providing access to collections. T. Gates and S.C.R. Maidment made constructive suggestions that greatly improved the manuscript. JMG wants to thanks to Drs. Salvador, Beltrán, García Calvo, Ametller, Bodega, García Vila; and Tere and Nuri and the rest of the Hospital General Universitario de Castellón staff for their extraordinary professionalism, attention and affection.

695

696 **References**

- 697 1. Sereno PC. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-
698 level taxonomy of Dinosauria. *N Jb Geol Paläontol, Abhandl.* 1998;210: 41–83.
- 699 2. Ruiz-Omenaca JI. *Delapparentia turolensis* nov. gen et sp., un nuevo dinosaurio
700 iguanodontoideo (Ornithischia: Ornithopoda) en el Cretácico Inferior de Galve. *Estud*
701 *Geol.* 2011;67: 83–110.
- 702 3. McDonald AT, Espílez E, Mampel L, Kirkland JI, Alcalá L. An unusual new basal
703 iguanodont (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of Teruel, Spain.
704 *Zootaxa* 2012;3595: 61–76.
- 705 4. Norman DB. Iguanodontian taxa (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower
706 Cretaceous of Britain and Belgium. In: Godefroit P, editor. *Bernissart dinosaurs and*
707 *Early Cretaceous terrestrial ecosystems.* Bloomington & Indianapolis: Indiana
708 University Press; 2012. pp 174–212.
- 709 5. Verdú FJ, Royo-Torres R, Cobos A, Alcalá L. Perinates of a new species of *Iguanodon*
710 (Ornithischia: Ornithopoda) from the lower Barremian of Galve (Teruel, Spain). *Cret*
711 *Res.* 2015;56: 250–264.
- 712 6. Norman DB. On the history, osteology, and systematic position of the Wealden
713 (Hastings group) dinosaur *Hypselospinus fittoni* (Iguanodontia: Styracosterna). *Zool J*
714 *Linn Soc.* 2015;173: 92–189.
- 715 7. Sanz JL, Casanovas ML, Santafé JV. Paleontología. In: Santafé JV, Casanovas ML,
716 Sanz JL, Calzada S, editors. *Geología y Paleontología (Dinosaurios) de las Capas rojas*
717 *de Morella (Castellón, España).* Diputación Provincial de Castellón y Diputación de
718 Barcelona; 1982. pp 69–169.

- 719 8. Gasulla JM, Sanz JL, Ortega F, Escaso F. *Iguanodon bernissartensis* from the Early
720 Aptian of Morella (Castellón, Spain). In: Godefroit P, Lambert O, editors. Tribute to
721 Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: New Perspectives on Vertebrate
722 Evolution and Early Cretaceous Ecosystems. Brussels; 2009. p 44.
- 723 9. Gasulla JM, Escaso F, Ortega F, Sanz JL. New hadrosauriform cranial remains from
724 the Arcillas de Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain. Cret Res.
725 2014;47: 19–24.
- 726 10. Llandres Serrano M, Vullo R, Marugan-Lobón J, Ortega F, Buscalioni AD. An
727 articulated hindlimb of a basal iguanodont (Dinosauria, Ornithopoda) from the Early
728 Cretaceous Las Hoyas Lagerstätte (Spain). Geol Mag. 2013;150: 572–576.
- 729 11. Villanueva-Amadoz U, Santisteban C, Andrés Santos-Cubedo A. Age determination
730 of the Arcillas de Morella Formation (Maestrazgo Basin, Spain). Historical Biol.
731 2015;27: 389–397.
- 732 12. Owen R. Report on British fossil reptiles. Part II. Rep Br Assoc Adv Sci. (Plymouth)
733 1842;XI: 60–204.
- 734 13. Seeley HG. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria.
735 Proc R Soc Lond. 1887;43: 165–171.
- 736 14. Marsh OC. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V. Am J Sci.
737 1881;XXI: 417–423.
- 738 15. Dollo L. Iguanodontidae et Camptonotidae. C R Acad Sci., Paris 1888;CVI [106]:
739 775–777.
- 740 16. Sereno PC Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs. Natl Geogr Res. 1986;2: 234–
741 256.

- 742 17. Salas R, Martín-Closas C, Delclòs X, Guimerà J, Caja MA, Mas R. Factores
743 principales de control de la sedimentación y los cambios bióticos durante el tránsito
744 Jurásico-Cretácico en la Cadena Ibérica. *Geogaceta* 2005;38: 15–18.
- 745 18. Norman DB. On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia:
746 Ornithopoda). *Bull Inst Roy Sci Nat Belg, Sci Terre* 1986;56: 281–372.
- 747 19. Wang X, Pan R, Butler RJ, Barrett PM. The postcranial skeleton of the iguanodontian
748 ornithopod *Jinzhousaurus yangi* from the Lower Cretaceous Yixian Formation of
749 western Liaoning, China. *Earth Env Sci Trans R Soc Edinb.* 2010;101: 135–159. doi:
750 10.1017/s1755691010009266.
- 751 20. Norman DB. On the osteology of the lower Wealden Group (Valanginian)
752 ornithopod *Barilium dawsoni* (Iguanodontia: Styracosterna). *Spec Pap Palaeontol.*
753 2011;86: 165–194.
- 754 21. Wu W-H, Godefroit P. Anatomy and relationships of *Bolong yixianensis*, an Early
755 Cretaceous iguanodontoid dinosaur from western Liaoning, China. In: Godefroit P,
756 editor. *Bernissart dinosaurs and Early Cretaceous terrestrial ecosystems.*
757 *Bloomington & Indianapolis: Indiana University Press; 2012. pp 174–212.*
- 758 22. McDonald AT, Kirkland JJ, DeBlieux DD, Madsen SK, Cavin J, et al. New basal
759 iguanodonts from the Cedar Mountain Formation of Utah and the evolution of
760 thumb-spiked dinosaurs. *PLoS One* 2010;5 (11) e14075
761 doi:10.1371/journal.pone.0014075.
- 762 23. Norman DB. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from
763 Belgium. *Mém Inst Roy Sci Nat Belg.* 1980;178: 1–105.
- 764 24. You H, Ji Q, Li D. *Lanzhousaurus magnidens* gen. et sp. nov. from Gansu Province,
765 China: the largest-toothed herbivorous dinosaur in the world. *Geol Bull China*
766 2005;24: 785–794.

- 767 25. Chabli S. Étude anatomique et systematique de *Gravisaurus tenerensis* n.g., n.sp.
768 (Dinosaurien, Ornithischien) du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger).
769 Doctoral Thesis, Université de Paris VII. 1988.
- 770 26. Norman DB. Ornithopod dinosaurs. In: Batten DJ, editor. Field guide to the Wealden
771 of England. Oxford: The Palaeontological Association; 2011. pp. 407–475.
- 772 27. Taquet P. Ostéologie d'*Ouranosaurus nigeriensis*, Iguanodontide du Crétacé
773 Inférieur du Niger. In: Cahiers de Paléontologie, CNRS, editor. Géologie et
774 paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger). Paris; 1976. pp 57–
775 168.
- 776 28. Pereda-Suberbiola X, Ruiz-Omeñaca JI, Torcida Fernández-Baldor F, Maisch MW,
777 Huerta P, Contreras R, et al. A tall-spined ornithopod dinosaur from the Early
778 Cretaceous of Salas de los Infantes (Burgos, Spain). C R Palevol 2011;10: 551–558.
- 779 29. Hooley RW. On the skeleton of *Iguanodon atherfieldensis* sp. nov., from the Wealden
780 shales of Atherfield (Isle of Wight). Q J Geol Soc Lond. 1925;81: 1–61.
- 781 30. McDonald AT. The status of *Dollodon* and other basal iguanodonts (Dinosauria:
782 Ornithischia) from the Lower Cretaceous of Europe. Cret Res. 2012;33: 1–6.
- 783 31. McDonald AT. The taxonomy of species assigned to *Camptosaurus* (Dinosauria:
784 Ornithopoda). Zootaxa 2011;2783: 52–68.
- 785 32. Taquet P, Russell DA. A massively-constructed iguanodont from Gadoufaoua,
786 Lower Cretaceous of Niger. Ann Paléontol. 1999;85: 85–96.
- 787 33. Gasca JM, Canudo JI, Moreno-Azanza M. On the diversity of Iberian iguanodont
788 dinosaurs: New fossils from the lower Barremian, Teruel province, Spain. Cret Res.
789 2014;50: 264–272.

- 790 34. Shibata M, Azuma Y. New basal hadrosauroid (Dinosauria: Ornithopoda) from the
791 Lower Cretaceous Kitadani Formation, Fukui, central Japan. *Zootaxa* 2015;3914(4):
792 421–440.
- 793 35. Gasca JM, Moreno-Azanza M, Ruiz-Omeñaca JI, Canudo JI. New material and
794 phylogenetic position of the basal iguanodont dinosaur *Delapparentia turolensis*
795 from the Barremian (Early Cretaceous) of Spain. *J Iber Geol.* 2015;41(1): 57–70.
- 796 36. Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. TNT, a free program for phylogenetic analysis.
797 *Cladistics* 2008;24: 774–786 doi: 10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x
- 798 37. Swofford DL. PAUP: phylogenetic analysis using parsimony, version 4.10b. 2002.
799 Sunderland: Sinauer Associates.

800 **Supporting Information**

801 **S1 Supporting Information. Tables of measurements.** (PDF)

802 **S2 Supporting Information. Data Matrix 1.** (TNT)

803 **S3 Supporting Information. Data Matrix 2.** (TNT)

804

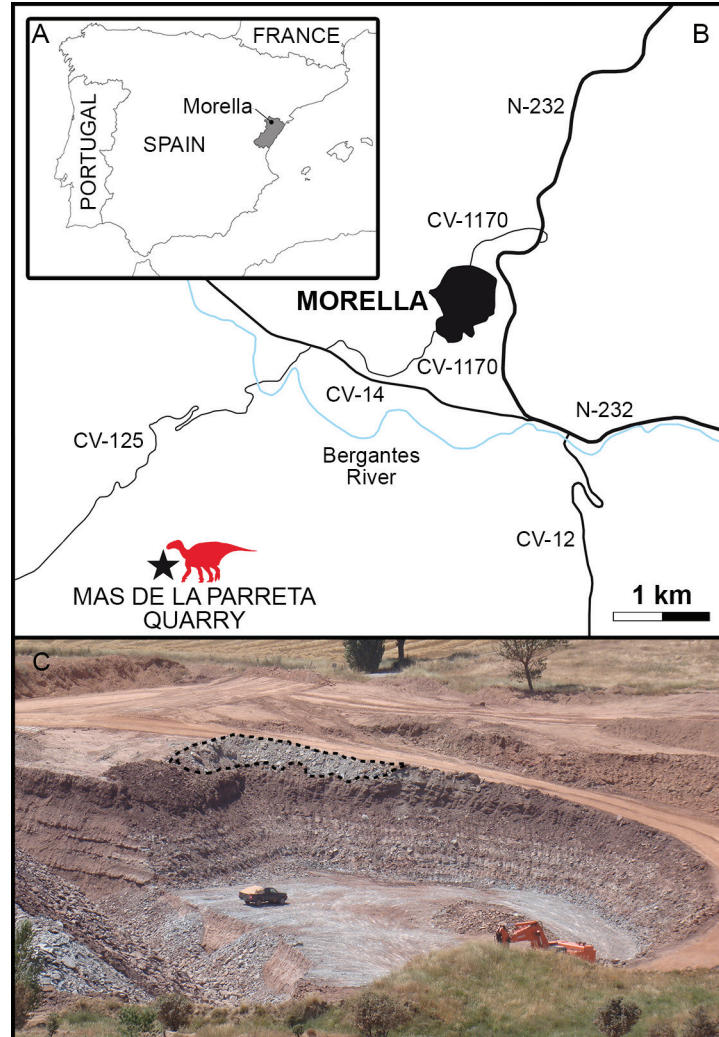


Fig 1. Geographic location of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). (A) Castellón province and Morella locality in Spain. (B) Schematic regional map of area of Morella locality indicating location of the Mas de la Parreta Quarry (black star). (C) Photography showing the location of the holotype site in the CMP-MS area (dash line).

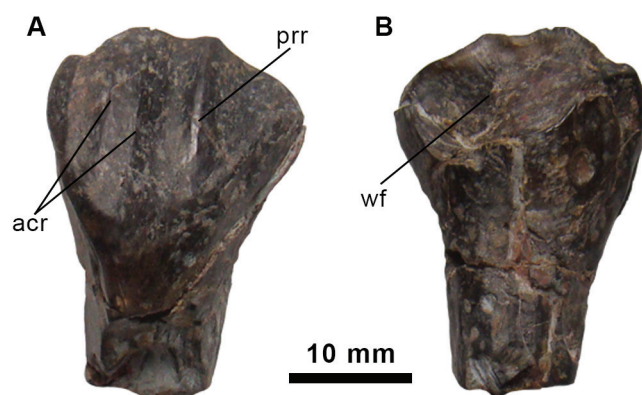


Fig 2. Dentary tooth of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). Dentary tooth in medial or lingual (A) and lateral or labial (B) views. Abbreviations: acr, accessory ridge; pr, primary ridge; wf, wear facet.

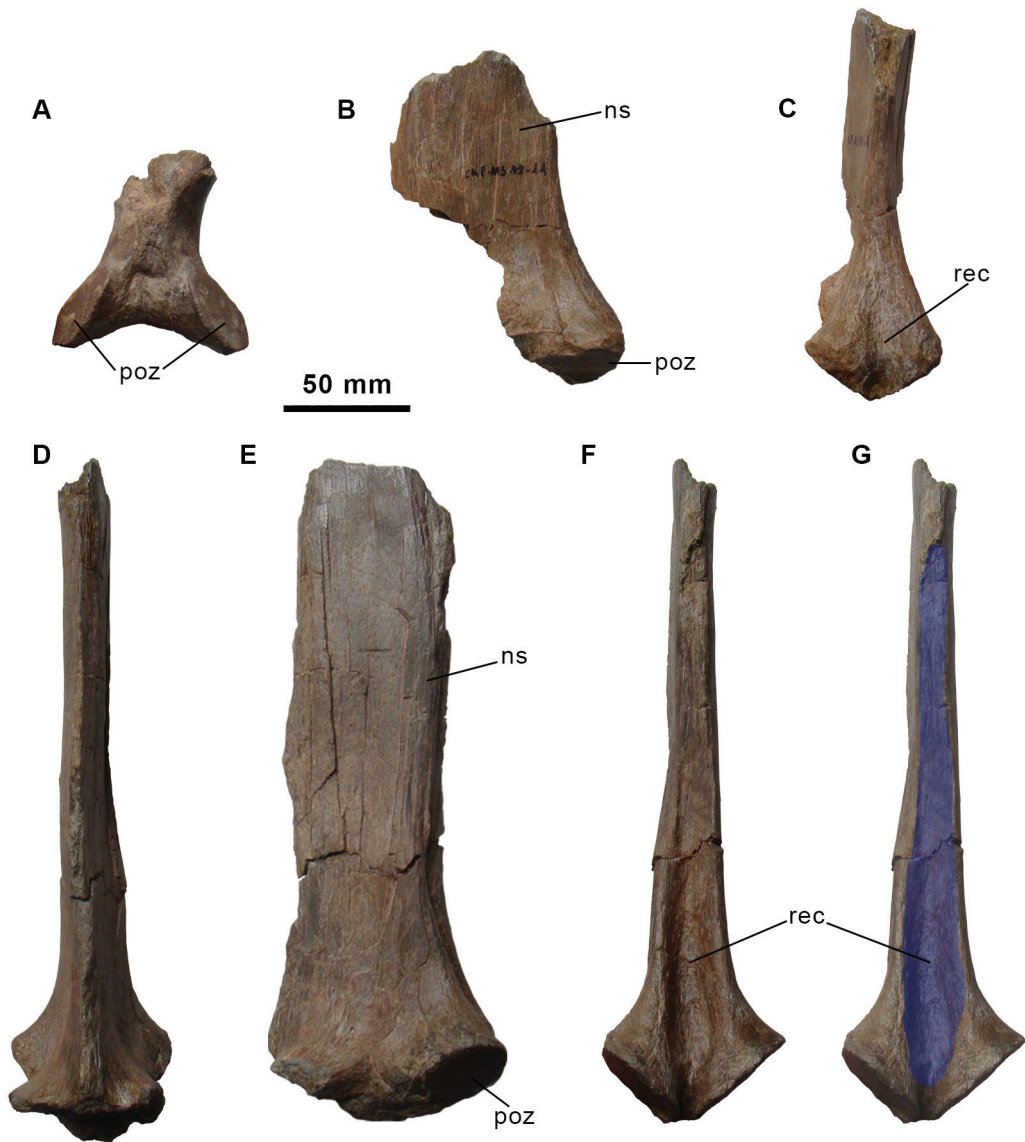


Fig 3. Partial dorsal neural arch and neural spines of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). Partial anterior dorsal neural arch in ventral (A) view. Partial anterior dorsal neural spine in left lateral (B) and posterior (C) views. Partial posterior dorsal neural spine in anterior (D), left lateral (E) and posterior (F,G) views. Abbreviations: ns, neural spine; poz, postzygapophysis; rec, vertical recess.

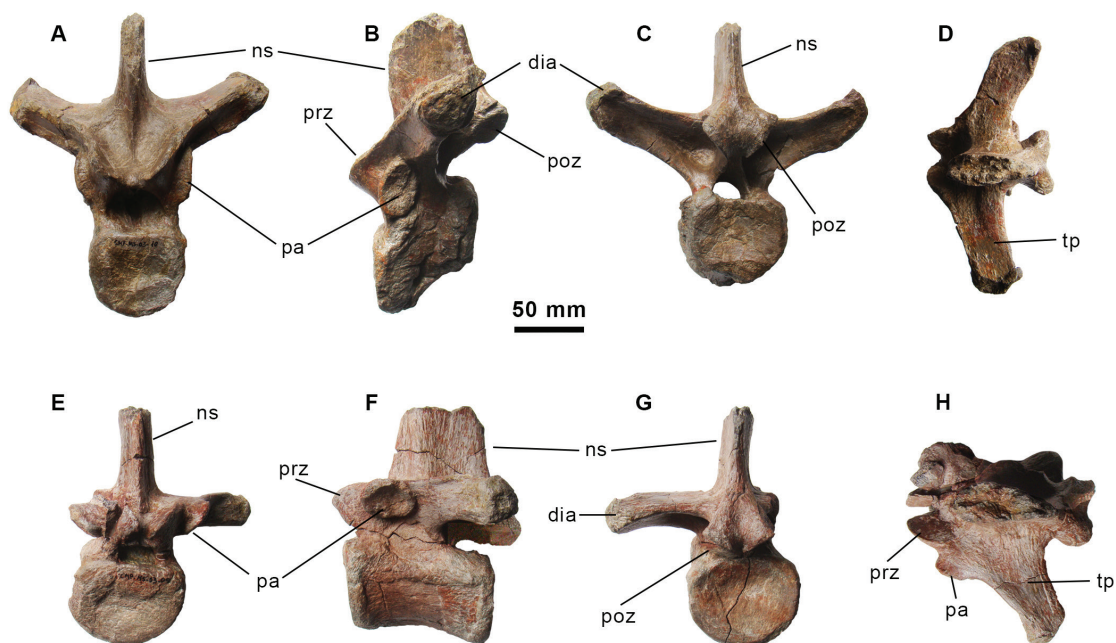


Fig 4. Dorsal vertebrae of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). CMP-MS-03-10 in anterior (A), left lateral (B), posterior (C) and dorsal (D) views. CMP-MS-03-09 in anterior (E), left lateral (F), posterior (G) and dorsal (H) views. Abbreviations: dia, diapophysis; ns, neural spine; pa, parapophysis; poz, postzygapophysis; pre, prezygapophysis; tp, transverse process.

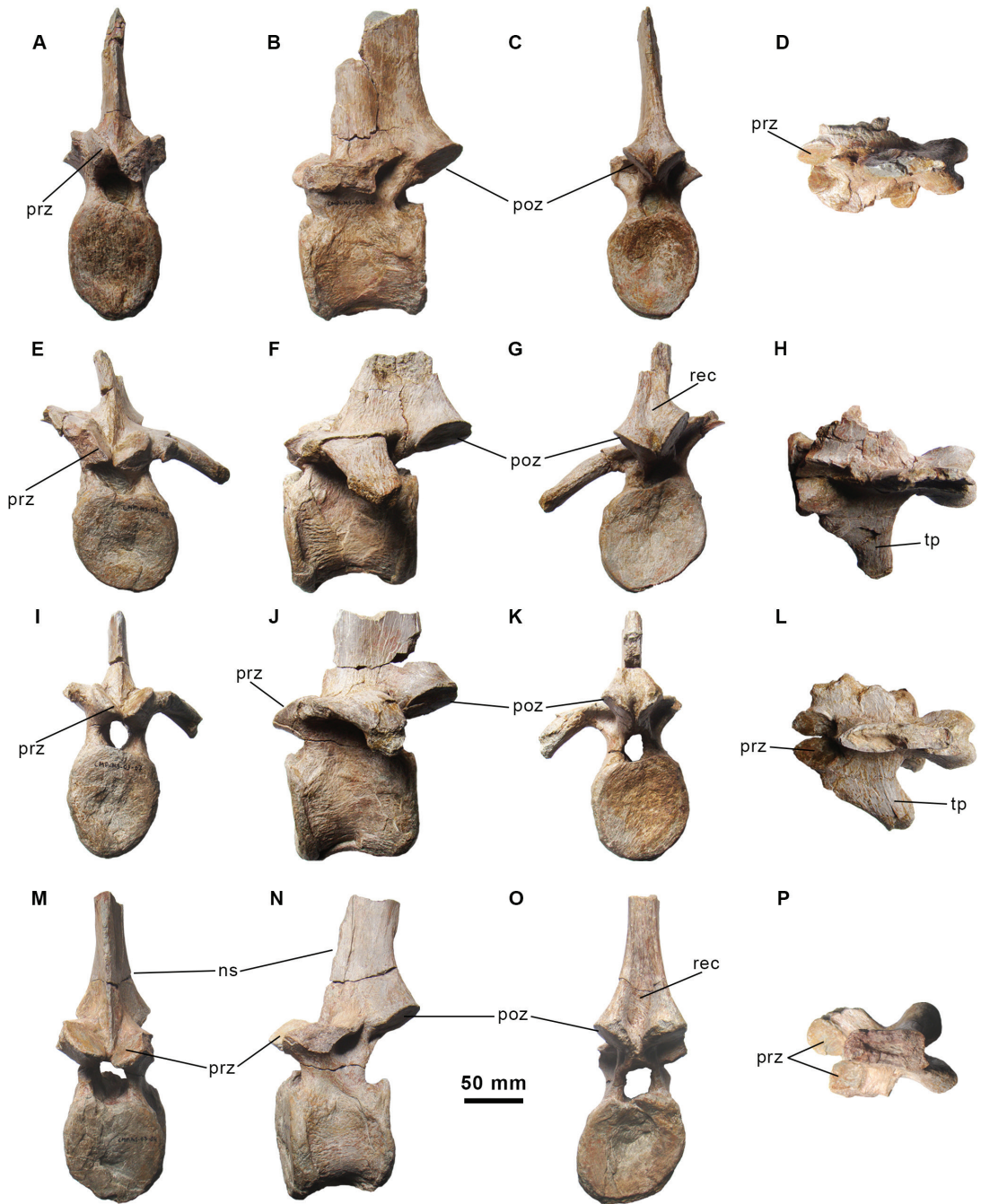


Fig 5. Dorsal vertebrae of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). CMP-MS-03-06 in anterior (A), left lateral (B), posterior (C) and dorsal (D) views. CMP-MS-03-05 in anterior (E), left lateral (F), posterior (G) and dorsal (H) views. CMP-MS-03-07 in anterior (I), left lateral (J), posterior (K) and dorsal (L) views. CMP-MS-03-05 in anterior (M), left lateral (N), posterior (O) and dorsal (P) views. Abbreviations: ns, neural spine; poz, postzygapophysis; pre, prezygapophysis; rec, vertical recess; tp, transverse process.



Fig 6. Partial dorsal neural spines of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). CMP-MS-03-25 in left lateral (A) view. CMP-MS-03-16 in left lateral (B) view. CMP-MS-03-19 in left lateral (C) view. CMP-MS-03-21 in left lateral (D) view. CMP-MS-03-17 and -29 in left lateral (E) view. CMP-MS-03-15 in left lateral (F) view.

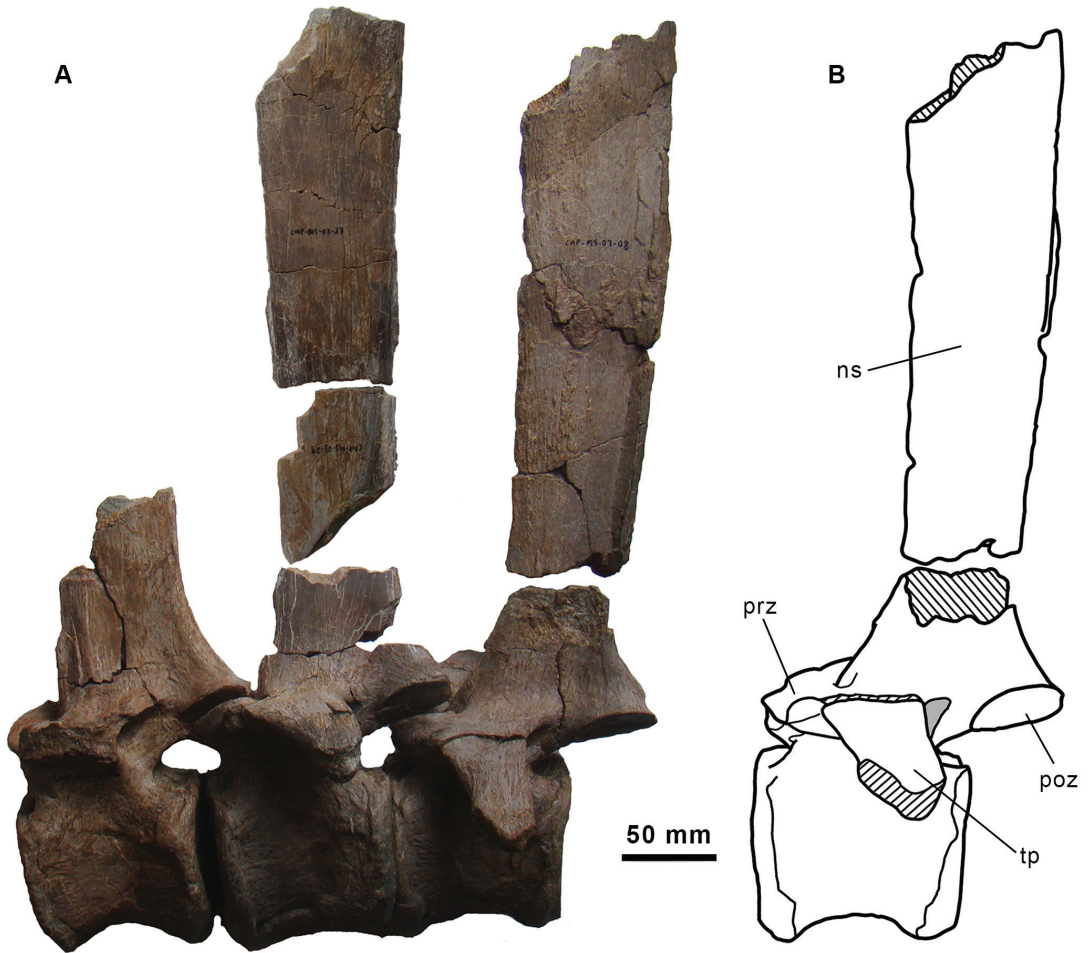


Fig 7. Dorsal vertebrae series of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). CMP-MS-03-06, -07 (including CMP-MS-03-17 and -29) and -05 (including CMP-MS-03-08) in left lateral (A) view. Interpretive drawing of CMP-MS-03-05 (including CMP-MS-03-08 neural spine) in left lateral (B) view. Abbreviations: ns, neural spine; poz, postzygapophysis; prz, prezygapophysis; rec, vertical recess; tp, transverse process.

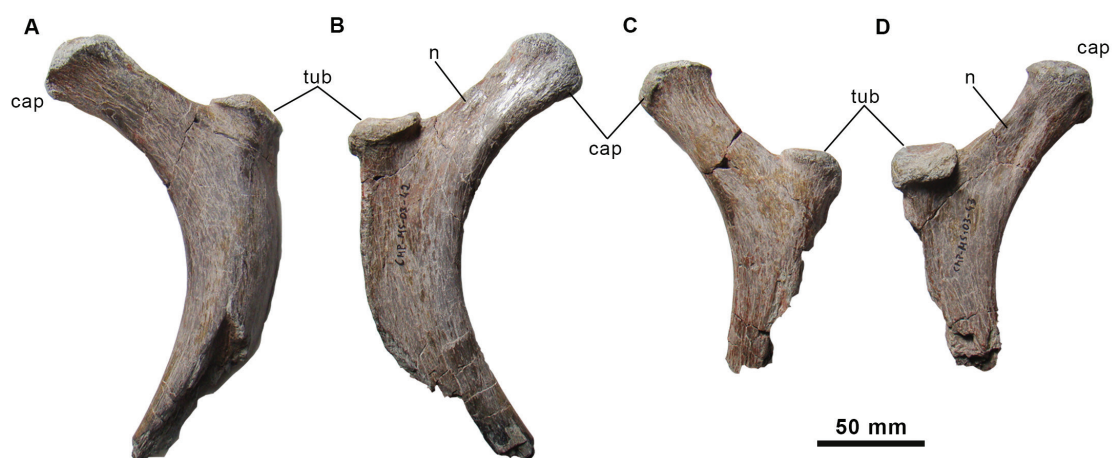


Fig 8. Partial dorsal ribs of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). CMP-MS-03-42 in anterior (A) and posterior (B) views. CMP-MS-03-43 in anterior (C) and posterior (D) views. Abbreviations: cap, capitulum; n, neck; tub, tuberculum.

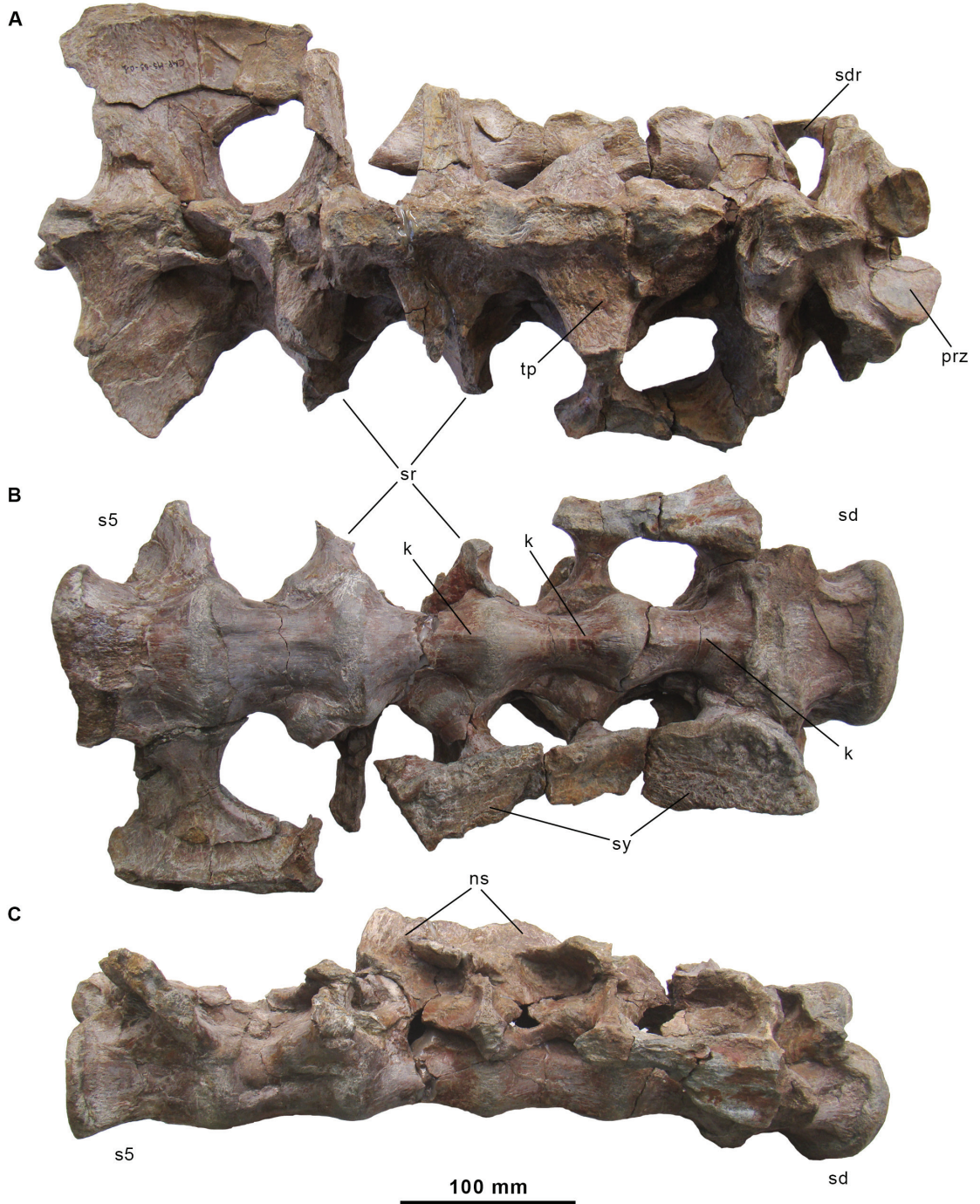


Fig 9. Sacrum of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). Sacrum (CMP-MS-03-01) in dorsal (A), ventral (B) and right lateral (C) views. Abbreviations: k, ventral keel; ns, neural spine; pre, prezygapophysis; sd, sacrodorsal vertebra; sdr, sacrodorsal rib; sr, sacral ribs; sy, sacral yoke; s5, sacral vertebra 5; tp, transverse process.

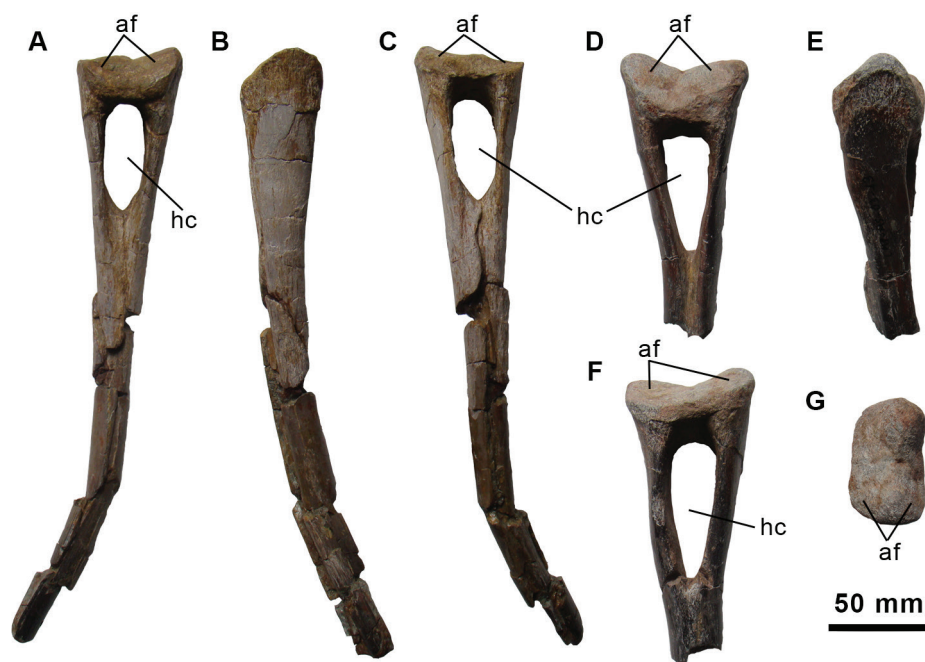


Fig 10. Haemal arches of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). CMP-MS-03-14 in anterior (A), left lateral (B) and posterior (C) views. CMP-MS-03-13 in anterior (D), left lateral (F), posterior (C) and proximal (G) views. Abbreviations: af, articular facet; hc, haemal canal.

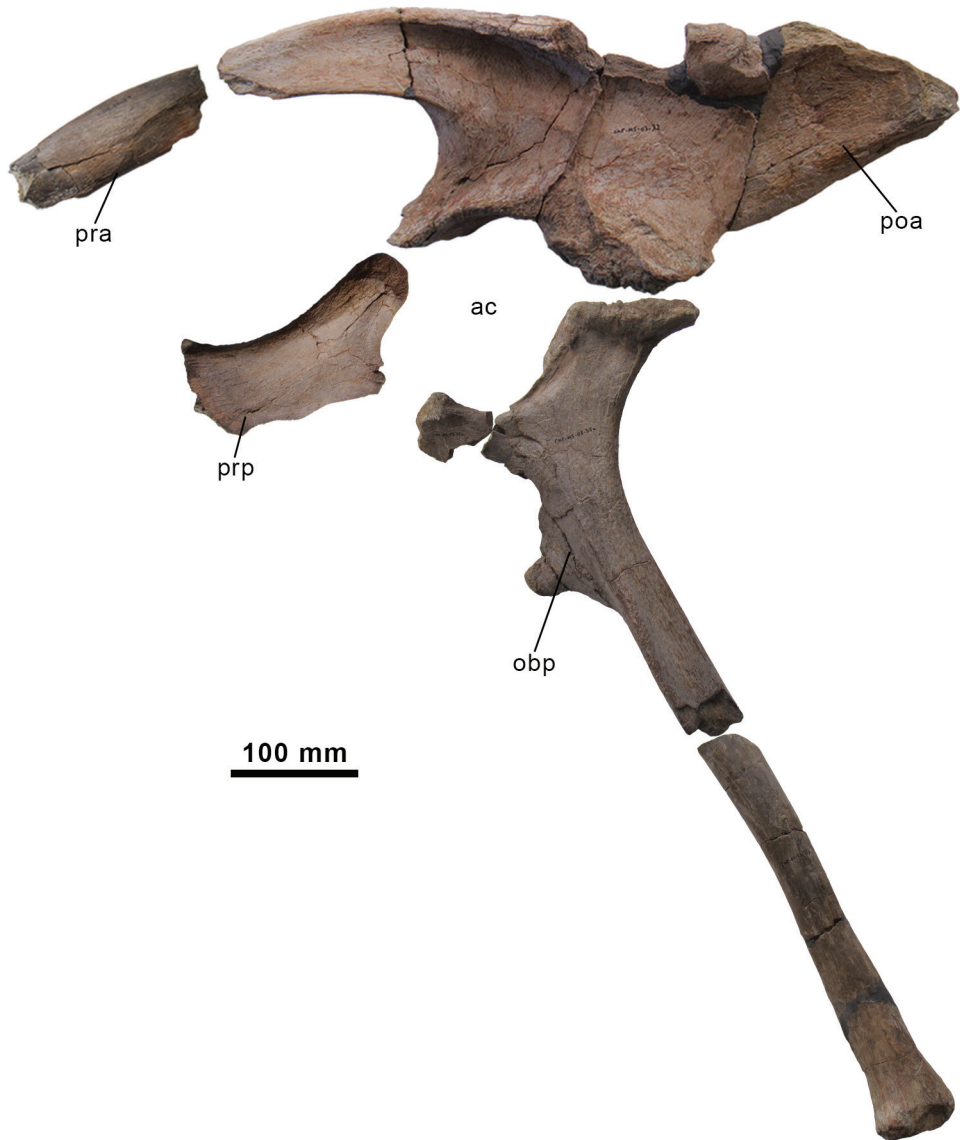


Fig 11. Pelvic girdle of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). Left pelvic elements (ilium, pubis and ischium) in left lateral view. Abbreviations: ac, acetabulum; obp, obturator process; poa, postacetabular process; pra, preacetabular process; prp, prepubic process.

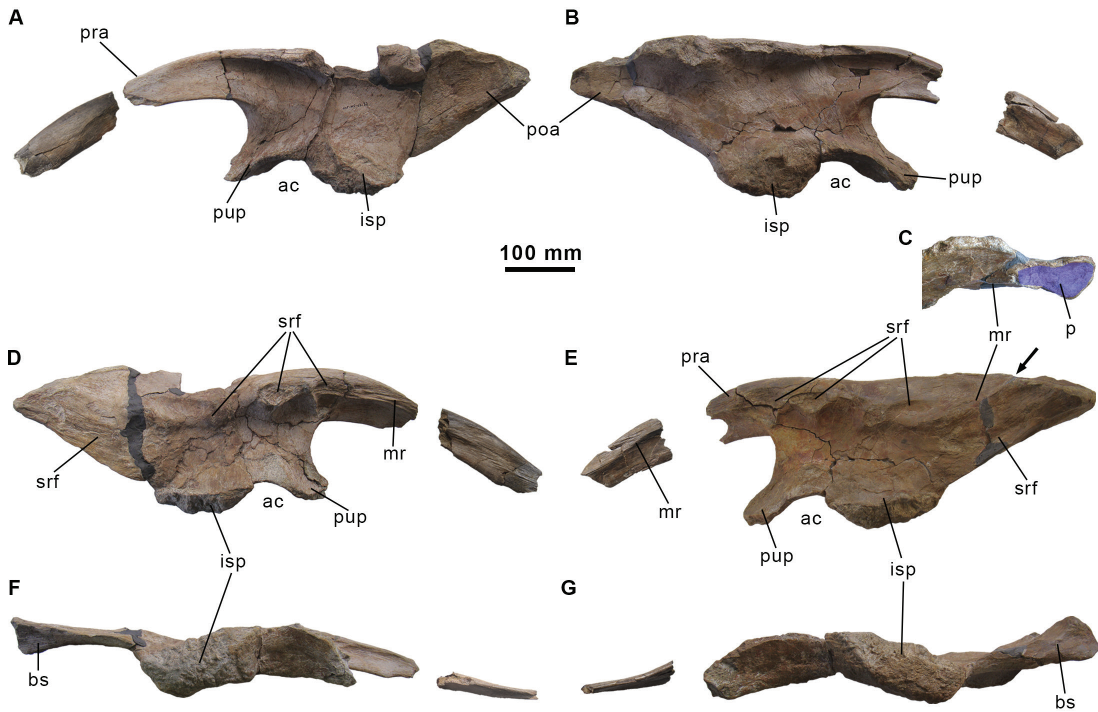


Fig 12. Ili of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). Left ilium (CMP-MS-03-32) in lateral (A), medial (C) and ventral (E) views. Right ilium (CMP-MS-03-31) in lateral (B), medial (D) and ventral (F) views. Abbreviations: ac, acetabulum; bs, brevis shelf; isp, ischiadic peduncle; mr, medial ridge; p, dorsal platform; poa, postacetabular process; pra, preacetabular process; pup, pubic peduncle; srf, sacral rib facets. Arrow in (E) indicates point in which the medial ridge meet the dorsal margin of the ilium.

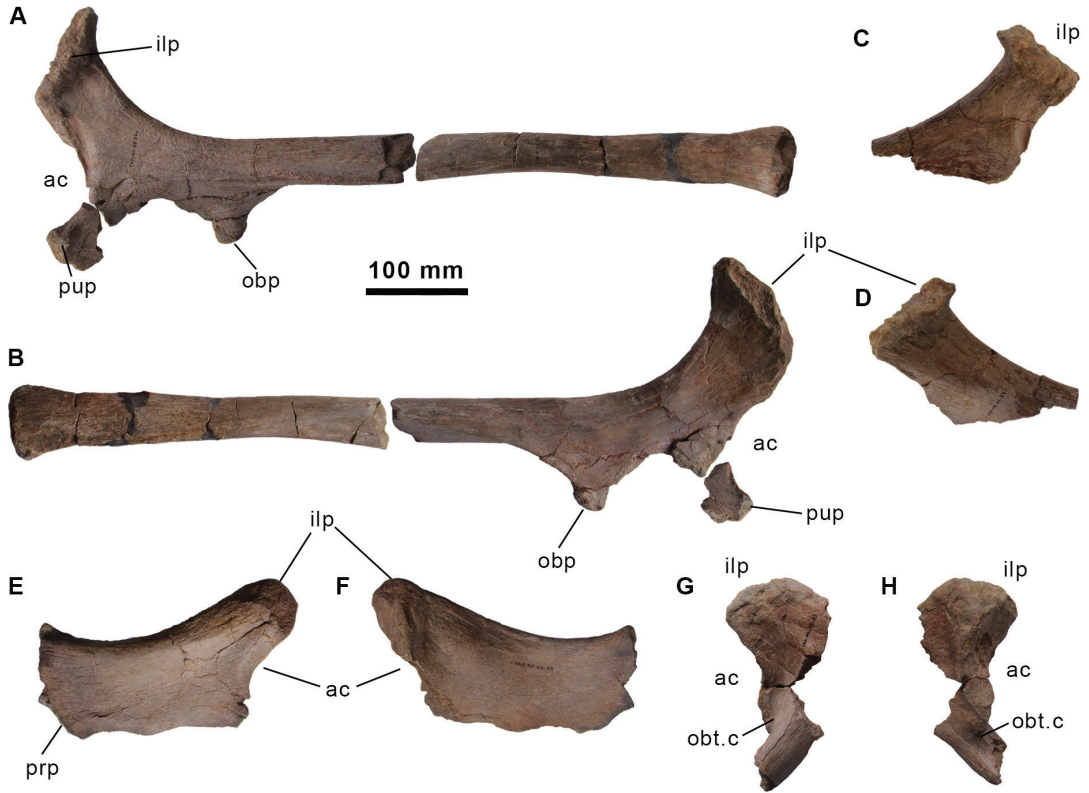


Fig 13. Ischia and pubes of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). Left ischium (CMP-MS-03-35) in lateral (A) and medial (B) views. Right ischium (CMP-MS-03-37) in lateral (D) and medial (E) views. Right pubis (CMP-MS-03-34) in medial (E) and lateral (F) views. Left pubis (CMP-MS-03-33) in medial (G) and lateral (H) views. Abbreviations: ac, acetabulum; ilp, iliac peduncle; obp, obturator process; obt.c, obturator channel; pup, pubic peduncle; prp, prepubic process.



Fig 14. Tibia of the holotype specimen of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). Left tibia (CMP-MS-03-30) in lateral (A), medial (B), posterior (C), anterior (D), proximal (E) and distal (F) views. Abbreviations: cc, cnemial crest; fc, fibular condyle; lm, lateral malleolus; mm, medial malleolus.

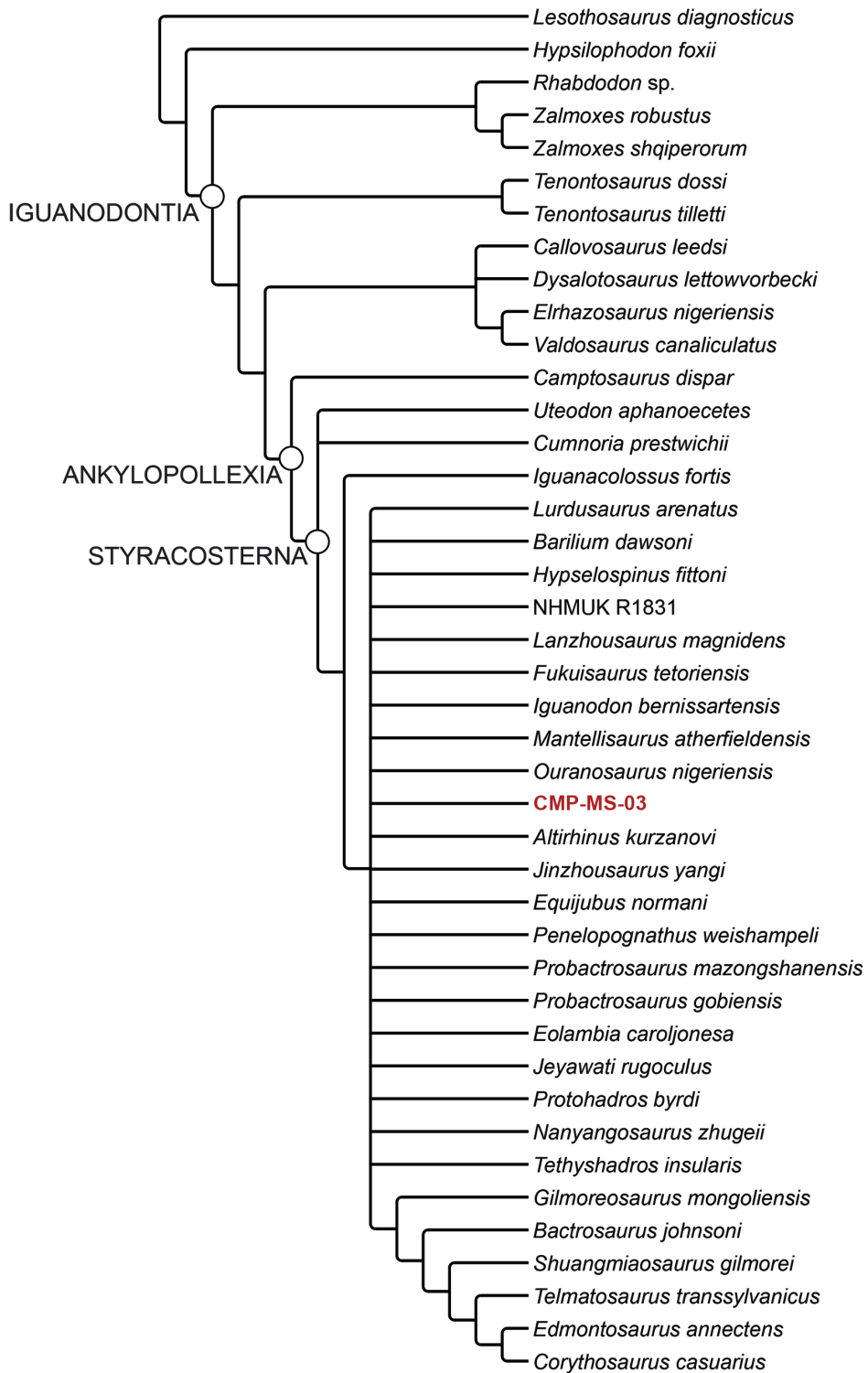


Fig 15. Phylogenetic relationships of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). Strict reduced consensus subtree of 801 most parsimonious trees resulting from a second analysis, after deletion of 27 taxa (see text for details), of the modified data matrix from McDonald et al [3].

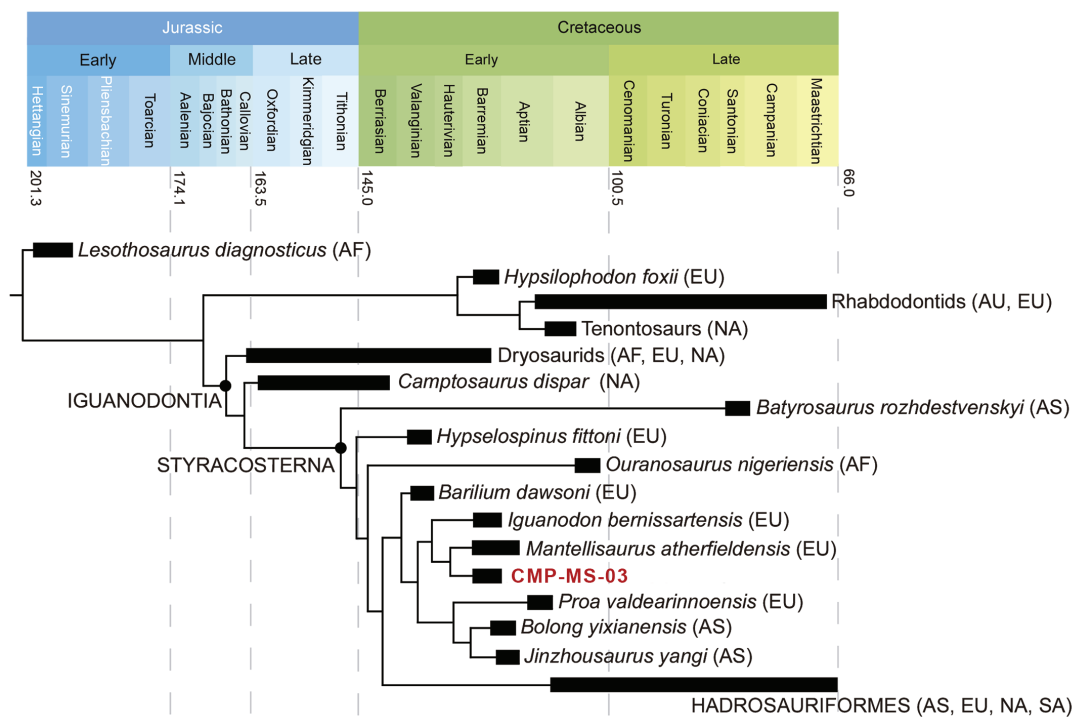


Fig 16. Phylogenetic relationships of CMP-MS-03 (CMP-MS-03). Time-calibrated strict consensus tree resulting from the analysis of the modified data matrix from Norman [6]. Abbreviations: AF, Africa; AS, Asia; AU, Australia; EU, Europe; NA, North America, SA, South America.

4.4.3. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LOS STYRACOSTERNA DE LA CANTERA DEL MAS DE LA PARRETA

En este apartado se procederá al análisis filogenético de los *Styracosterna* que han sido estudiados en esta tesis: CMP-5, CMP-6, CMP-9, CMP-11 y CMP-MS-03. El objetivo de este análisis filogenético es la evaluación de las relaciones de parentesco de estos taxones con el resto de los *Styracosterna*.

No se incluyen en el análisis los ejemplares procedentes de otros yacimientos debido a la imposibilidad de codificación de CMP-3b/190, CMP-3b/204, CMP-8, CMP-10, CMP-MS-0 y CMP-MS-02 y al bajo porcentaje de caracteres codificables que presentan CMP-00/1, CMP-3/119 y CMP-MS-167.

Metodología

Para el análisis filogenético se ha optado por utilizar la matriz de caracteres propuesta por Norman (2015). En esta matriz los caracteres fueron polarizados con respecto al grupo externo *Lesothosaurus diagnosticus* del Jurásico Inferior de Sudáfrica (Galton, 1978).

El análisis de parsimonia de las 32 unidades taxonómicas operacionales y los 105 caracteres morfológicos fue realizado mediante el programa TNT (Goloboff et al., 2008). Se realizó una búsqueda tradicional comenzando por 1000 réplicas de árboles de Wagner con adición aleatoria de los taxones, procesado con el algoritmo de redistribución TBR (tree bisection and reconnection) “alternando las ramas” (branch swapping) y guardando 100 árboles por réplica.

El análisis filogenético da como resultado un total de 229 árboles filogenéticos igualmente parsimoniosos con 316 pasos evolutivos con un índice de consistencia de 0.573, un índice de retención de 0.784. A partir de estos 229 árboles filogenéticos se ha obtenido un consenso estricto (Fig. 4.30) y un consenso de mayoría (Fig. 4.30) que muestra una hipótesis filogenética con una topografía ligeramente distinta a la obtenida por Norman (2015).

Como se muestra en la figura 4.30, el consenso estricto recoge la monofilia de *Styracosterna* pero no la de los “iguanodontoides” ni *Hadrosauriformes sensu* Norman (2015). En esta hipótesis filogenética CMP-5, CMP-6, CMP-9, CMP-11 y CMP-MS-03 se sitúan dentro de *Styracosterna* en una gran politomía no resuelta compuesta por distintos taxones terminales junto con los clados (*Proa* (*Bolong* + *Jinzhouosaurus*)) y (*Equijibus* (*Probactrosaurus* + *Hadrosauromorpha*)).

En esta hipótesis filogenética la monofilia de *Styracosterna* está soportada por ocho sinapomorfías:

- Sutura maxilo-yugal formando una estructura de hendidura digitada (carácter 20.1).
- Supraoccipital excluido del borde del foramen magnum (carácter 38.1).
- Superficie rostral del predentario con un par de surcos vasculares oblicuos (carácter 44.1).
- Dentición posterior de la mandíbula que se extiende medialmente hasta la base del proceso coronoides (carácter 50.1).
- Denticulos marginales de los dientes maxilares y mandibulares forman salientes curvados con mamelones (carácter 58.2).
- Coronas de los dientes mandibulares inclinadas posteriormente (carácter 61.1).
- Serie anterior de las vértebras dorsales cervicalizadas y ligeramente opistocélicas (carácter 71.1).
- Falanges ungueales de los dedos II y III de las manos aplanadas, giradas y en forma de pezuña (carácter 86.1).

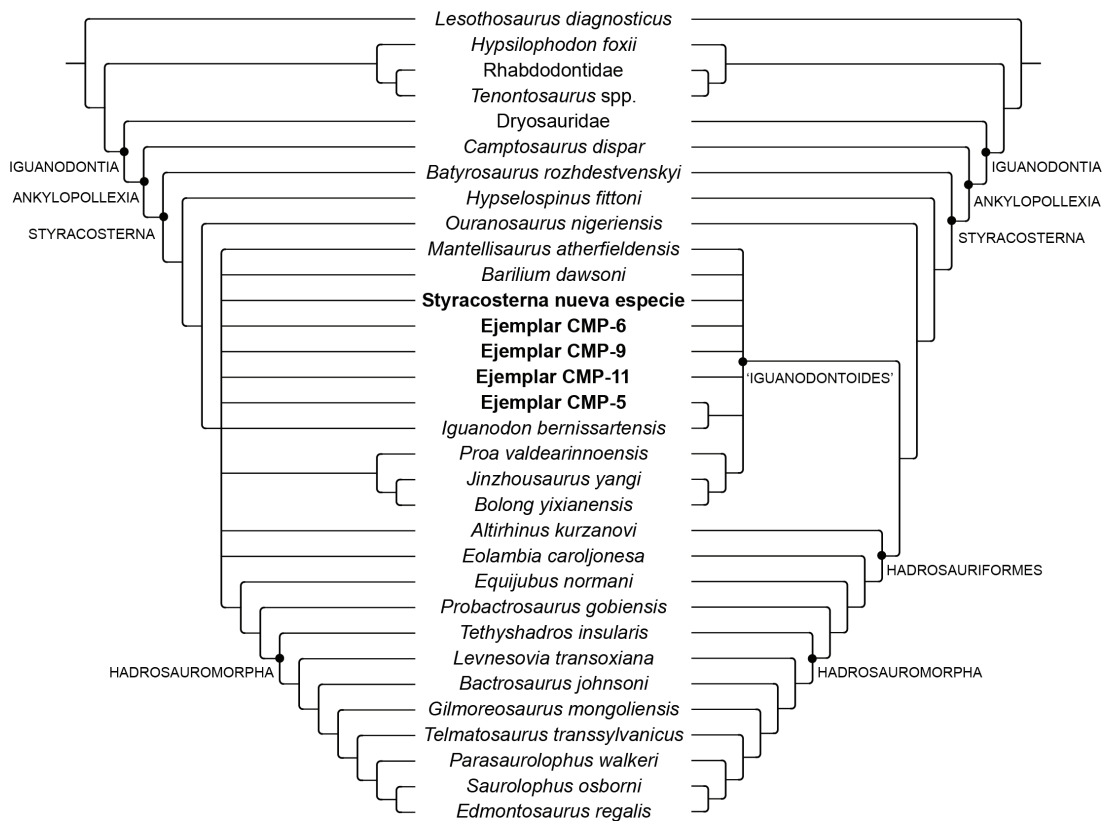


Figura 4.30. Consenso estricto (izquierda) y consenso de mayoría (derecha) que muestra las relaciones de parentesco de los Styracosterna estudiados en esta tesis.

CMP-5, CMP-9 y CMP-11 se incluyen dentro de Styracosterna debido a la la presencia de dentición posterior de la mandíbula que se extiende medialmente hasta la base del proceso coronoides (carácter 50.1), denticulos marginales de los dientes maxilares y mandibulares forman salientes curvados con mamelones (carácter 58.2) y coronas de los dientes mandibulares inclinadas posteriormente (carácter 61.1). Además la presencia de vértebras dorsales anteriores cervicalizadas y ligeramente opistocélicas (carácter 71.1) relaciona tanto a los ejemplares de CMP-5 y CMP-9 con este clado. Por su parte otros dos caracteres sustentan la pertenencia del ejemplar de CMP-5 a los estiracosternos:

- Sutura maxilo-yugal formando una estructura de hendidura digitada (carácter 20.1).
- Falanges ungueales de los dedos II y III de las manos aplanadas, giradas y en forma de pezuña (carácter 86.1).

Con el objetivo de explorar algunas agrupaciones predominantes entre las soluciones propuestas se analiza un consenso de mayoría en el que las relaciones de parentesco dentro de Styracosterna están poco resueltas, sustentándose la monofilia a partir de 8 sinapomorfías. Esta hipótesis filogenética es coincidente con la topografía del consenso estricto obtenido por Norman (2015). Al igual que en el consenso estricto obtenido por Norman (2015), la hipótesis filogenética obtenida en el consenso de mayoría recoge la monofilia tanto de los 'iguanodontoides' como de Hadrosauriformes. No obstante las relaciones de parentesco dentro del clado que incluye a los 'iguanodontoides' están poco resueltas, existiendo una politomía basal y sólo obteniéndose los clados (CMP-5 + *Iguanodon bernissartensis*) y (*Proa* (*Bolong* + *Jinzhousaurus*)). En esta hipótesis

filogenética la monofilia de los 'iguanodontoides' está soportada por tres sinapomorfías:

- Proceso posterolateral de la premaxila que se extiende posteriormente para contactar con el prefrontal (carácter 8.2).
- Proceso escamoso del postorbital forma una punta bifurcada (carácter 36.1).
- Proceso preacetabular del ilion girado axialmente con lo que la superficie lateral se sitúa dorsolateralmente (carácter 88.1).

En la hipótesis filogenética obtenida en el consenso de mayoría, CMP-6, CMP-9, CMP-11 y CMP-MS-03 se sitúan en una politomía no resuelta en la base del grupo junto con los taxones *Barilium dawsoni* y *Mantellisaurus atherfieldensis*. Por su parte, tal y como se ha indicado más arriba, CMP-5 se sitúa como el taxón hermano de *Iguanodon bernissartensis*.

Tanto CMP-5, CMP-6 como CMP-MS-03 se incluyen dentro del clado que incluye a los 'iguanodontoides' por presenta el proceso preacetabular del ilion girado axialmente con lo que la superficie lateral se sitúa dorsolateralmente (carácter 88.1). Por su parte, CMP-5 comparte con *Iguanodon bernissartensis* el borde dorsal del ilion sinuoso (carácter 89.1) y engrosado dando lugar a un borde enrollado (carácter 90.2).

4.5. REFERENCIAS

- Allain, R. 2001. Redescription de *Streptospondylus altdorfensis*, le dinosaure théropode de Cuvier, du Jurassique de Normandie. *Geodiversitas* 23, 349–367.
- Allain, R., Chure, D.J. 2002. *Poecilopleuron bucklandii*, the theropod dinosaur from the Middle Jurassic (Bathonian) of Normandy. *Palaeontology* 45, 1107–1121.
- Allain, R., Taquet, Ph., Battail, B., Dejax, J., Richir, Ph., Véran, M., Limon-Duparcmeur, F., Vacant, R., Mateus, O., Sayarath, P., Khenthavong, B. y Phouyavong, S. 1999. Un nouveau genre de dinosaure sauropode de la formation des Grès supérieurs (Aptien-Albien) du Laos. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 329, 609–616.
- Barrett, P.M., Benson, R.B.J., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., 2011. First spinosaurid dinosaur from Australia and the cosmopolitanism of Cretaceous dinosaur faunas. *Biology Letters* 7, 933–936.
- Benson, R.B.J. 2010. A description of *Megalosaurus bucklandii* (Dinosauria: Theropoda) from the Bathonian of the United Kingdom and the relationships of Middle Jurassic theropods. *Zoological Journal of the Linnean Society* 158, 882–935.
- Britt, B.B. 1991. Theropods of Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Late Jurassic), Colorado, with emphasis on the osteology of *Torvosaurus tanneri*. *BYU Geology Studies* 37, 1–72.
- Brochu, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodilian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1): 49–62.
- Buffetaut, E. 2007. The spinosaurid dinosaur *Baryonyx* (Saurischia, Theropoda) in the Early Cretaceous of Portugal. *Geological Magazine* 144, 1021–1025.
- Calvo, J.O. y Bonaparte J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen et sp.nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomiano), Neuquen, Argentina. *Ameghiniana* 28: 303–310.
- Canudo, J.I., Royo-Torres, R. and Cuenca-Bescós, G. 2008a. A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (3), 712–731.

- Canudo, J.I., Gasulla, J.M., Gomez-Fernandez, D., Ortega, F., Sanz, J.L. & Yagüe, P. 2008b. Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España). *Ameghiniana* 45 (4): 649-662.
- Carpenter, K., Russell, D., Baird, D., Denton, R. 1997. Redescription of the holotype of *Dryptosaurus aquilunguis* (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of New Jersey. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(3), 561-573.
- Carrano, M.T., Benson, R.B.J., Sampson, S.D. 2012. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology* 10(2), 211-300.
- Charig, A.J. and Milner, A.C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of the Natural History Museum of London (Geology Series)* 53: 11-70.
- Fuentes, C.V., Calvo, M.M., Izquierdo, L.A., Montero, D., Pérez, G., Torcida, F., Urién, V., Fuentes, F.M., Fuentes, M.M. 1999. Restos fósiles de *Baryonyx* (Dinosauria, Theropoda) en el Cretácico Inferior de Salas de los Infantes (Burgos, España), in: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (Ed.), *Actas de las 1ª Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su entorno*. Burgos, p. 349-359.
- Galton, P.M. 1974. The ornithischian dinosaur *Hypsilophodon* from the Wealden of the Isle of Wight. *Bulletin of The British Museum (Natural History), Geology*, 25 (1): 1-152.
- Galton, P.M., Molnar, R.E. 2005. Tibiae of small theropod dinosaurs from southern England: from the Middle Jurassic of Stonesfield near Oxford and the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, in: Carpenter, K. (Ed.), *The Carnivorous Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 3-22.
- Gasulla, J. M., Ortega, F., Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J.L. 2003. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* (Cretácico inferior, Morella, Castellón, España). En M.V. Pardo Alonso y R. Gozalo (Eds.): *Libro de resúmenes de las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Morella, 83.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Escaso, F., Sanz, J.L. 2006. Diversidad de terópodos del Cretácico Inferior (Fm. Arcillas de Morella, Aptiense) en los yacimientos del Mas de la Parreta (Morella, Castellón). *XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, León, pp. 124-125.
- Gasulla, J.M., Sanz, J.L., Escaso, F. & Yagüe, P. 2008. Elementos de la cintura pélvica de dinosaurios saurópodos Titanosauriformes del Cretácico Inferior (Aptiense inferior) de Morella (Castellón). *XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Asturias, pp. 129-130.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Sanz, J.L., Escaso, F. & Pérez-García, A. 2009. A spinosaurid cervical vertebra from the Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain. *7th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists*, Berlin, pp. 31.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Sanz, J.L., Escaso, F. y Pérez-García, A. 2010. Un nuevo ejemplar de *Iguanodon bernissartensis* (Dinosauria: Ornithopoda) del Aptiense inferior de Morella (Castellón, España). *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ)*, 9: 142-145.
- Gasulla, J.M., Ortega, F., Pereda Suberbiola, X., Escaso, F., Sanz, J.L., 2011. Elementos de la armadura dérmica del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* Owen, 1865, en el Cretácico Inferior de Morella (Castellón, España). *Ameghiniana* 48 (4), 508-519.
- Gasulla, J.M., Escaso, F., Ortega, F., Sanz, J.L. 2013 A reappraisal of the spinosaurid baryonychines from the Arcillas de Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain. In: Torcida Fernández-Baldor, F.; Huerta, P. (Eds.). *Abstract book of the VI International Symposium about Dinosaurs Palaeontology and their Environment*: 76-77.
- Gasulla, J.M., Escaso, F., Ortega, F., Sanz, J.L. 2014. New hadrosauriform cranial remains from the Arcillas de Morella Formation (lower Aptian) of Morella, Spain. *Cretaceous Research* 47 19-24.

- Gasulla, J.M., Escaso, F., Narváez, I., Ortega, F. Sanz, J.L. En prensa. A New Sail-backed Styracosternan (Dinosauria: Ornithopoda) from the Early Cretaceous of Morella, Spain. Plos One
- Holtz, T.R.Jr., Osmólska, H. 2004. Saurischia. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H (eds.): The Dinosauria. Second Edition. University of California Press, 21-24.
- Holtz, T.R.Jr., Molnar, R.E and Currie, P.J. 2004. Basal Tetanurae. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H (eds.): The Dinosauria. Second Edition. University of California Press, 71-110.
- Hooley, R. 1925. On the skeleton of *Iguanodon atherfieldensis* sp. nov., from the Wealden shales of Atherfield. Quarterly Journal of the Geological Society of London 81, 1-61.
- Hunt, A.P., Lockley, M.G., Lucas, S.G. y Meyer, C.A. 1994. The Global sauropod fossil record. Gaia, 10, 261-279.
- Janensch, W. 1961. Die Gliedmaßen und Gliedmaßen-gürtel Sauropoden der Tendaguru-Schichten. Palaeontographica, Supplement 7(1), 3(4): 177-235.
- Kirkland, J.I., Alcalá, L., Loewen, M.A., Espílez, E., Mampel, L., Wiersma, J.P. (2013) The Basal Nodosaurid Ankylosaur *Europelta carbonensis* n. gen., n. sp. from the Lower Cretaceous (Lower Albian) Escucha Formation of Northeastern Spain. PLoS ONE 8(12): e80405.
- Madsen, J.H., Jr. 1976. *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. Utah Geological and Mineral Survey Bulletin 109, 1-163.
- Madsen, J.H., Jr, Welles, S.P. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda): a revised osteology. Utah Geological Survey, Miscellaneous Publications 00-2, 1-80.
- Martin, V., Suteethorn, V. y Buffetaut, E. 1999. Description of the type and referred material of *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut and Suteethorn, 1994, a sauropod from the Lower Cretaceous of Thailand. Oryctos, 2, 39-91.
- Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M. y Lamanna, M.C. 2004. An articulated specimens of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. Journal of Vertebrate Paleontology, 24 (1), 107-120.
- Mateus, O., Araújo, R., Natário, C., Castanhinha, R. 2011. A new specimen of the theropod dinosaur *Baryonyx* from the early Cretaceous of Portugal and taxonomic validity of *Suchosaurus*. Zootaxa 2827, 54-68.
- McIntosh, J. y Williams, M.E. 1988. A new species of sauropod dinosaur, *Haplocanthosaurus delfsi* sp. nov., from the Upper Jurassic Morrison Fm. of Colorado. Kirtlandia, 43, 3-26.
- Norell, M.A. and Makovicky, P.J. 2004. Dromaeosauridae. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H (eds.): The Dinosauria. Second Edition. University of California Press, 196-209.
- Norman, D.B. 1980. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* of Bernissart (Belgium). Mémoires de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 178. 103 pp.
- Norman, D.B. 1986. On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithopoda). Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique: Sciences de la Terre, 56: 281-372.
- Norman, D.B. 2004. Basal Iguanodontia. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H (editores): The Dinosauria. Second edition University of California Press: 413-437.
- Norman, D.B. 2012. Iguanodontian taxa (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous of England and Belgium. In: Godefroit, P. (ed) Bernissart dinosaurs and Early Cretaceous terrestrial ecosystems. Bloomington & Indianapolis: Indiana University Press, 174-212.

- Norman, D.B. 2014. On the history, osteology, and systematic position of the Wealden (Hastings group) dinosaur *Hypselospinus fittoni* (Iguanodontia: Styracosterna). *Zoological Journal of the Linnean Society, The Linnean Society of London* doi: 10.1111/zoj.12193, 98 pp.
- Norman, D.B., Sues, H.-D., Witmer, L.W. and Coria, R.A. 2004. Basal Ornithomimidae. In: D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmolska (eds.): *The Dinosauria*, 2nd edition University of California Press, Berkeley, 393-412.
- Novas, F.E., Agnolín, F.L., Ezcurra, M.D., Porfiri, J., Canale, J.I. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia. *Cretaceous Research* 45, 174-215.
- Ortega, F., Murelaga, X., Gasulla, J.M., García-Oliva, M., Escaso, F. & Yagüe, P. 2006. Primeros restos de la tortuga *Helochelydra* (Solemydidae) en el Cretácico Inferior (Aptiense) de Morella. XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, León, pp. 154.
- Osborn, H.F. and Mook, Ch. C. 1921. *Camarasaurus*, *Amphicoelias*, and other sauropods of Cope. *Memoirs of The American Museum of Natural History*, 3, 247-287.
- Ostrom, J.H. y McIntosh, J.S. 1966. Marsh's dinosaurs. The collections from Como Bluff, 388 pp
- Pereda-Suberbiola, X. 1993. Les Dinosaures Ankylosauriens d'Europa: Systematique et Evolution. *Mémoires Des Sciences De La Terre*. Université Pierre et Marie Curie. Université Paris 6; 20: 25-28.
- Pereda Suberbiola, X. 2006. El dinosaurio acorazado *Polacanthus* del Cretácico Inferior de Europa y el estatus de los Polacanthidae (Ankylosauria). In: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (Ed.) *Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su entorno*. Salas de los Infantes (Burgos): 32-34.
- Pereda Suberbiola, X., Meijide, M., Torcida, F., Welle, J., Fuentes, C., Izquierdo, L.A., Montero, D., Pérez, G. y Urién, V. 1999. Espinas dérmicas del dinosaurio anquilosaurio *Polacanthus* en las facies Weald de Salas de los Infantes (Burgos, España). *Estudios geológicos*, 55: 267-272.
- Pereda Suberbiola, X., Galton, P.M., Torcida, F., Huerta, P., Izquierdo, L.A., Montero, D., Pérez, G. y Urién, V. 2003. First stegosaurian dinosaur remains from the Early Cretaceous of Burgos (Spain), with a review of Cretaceous stegosaurs. *Revista Española de Paleontología*, 18(2): 143-150.
- Pereda Suberbiola, X., Galton, P.M., Ruiz-Omeñaca, J.I. y Canudo, J.I. 2005. Dermal spines of stegosaurian dinosaurs from the Lower Cretaceous (Hauterivian-Barremian) of Galve (Teruel, Aragón, Spain). *Geogaceta*, 38: 35-38.
- Pereda Suberbiola, X., Fuentes, C., Meijide, M., Meijide-Fuentes, F. y Meijide-Fuentes, M., Jr. 2007. New remains of the ankylosaurian dinosaur *Polacanthus* from the Lower Cretaceous of Soria, Spain. *Cretaceous Research*, 28: 583-596.
- Powell, J. E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior del Noroeste argentino. In: J.L. Sanz y A. D. Buscalioni (Eds.) *Los Dinosaurios y su entorno biotico*. *Actas del segundo curso de paleontología en Cuenca*, 166-230.
- Riggs, E.S. 1904. Structure and relationships of opisthocoelian dinosaurs. Part II. The Brachiosauridae. *Field Columbian Museum, Geological*, 2: 229-247.
- Royo Torres, R. 2009. El saurópodo de Peñarroya de Tastavins. *Monografías Turolenses* 6, Instituto de Estudios Turolenses y Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel – Dinopolis: 548 pp.
- Royo y Gómez, J. 1926. Los descubrimientos de reptiles gigantes en Levante. *Boletín de la Sociedad Castellonense de Cultura*. Castellón, 7, 147 – 162.

- Ruiz-Omeñaca, J.I. 2000. Restos de dinosaurios (Saurischia, Ornithischia) del Barremiense superior (Cretácico inferior) de Castellote (Teruel) en el Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. *Mas de las Matas* 19, 39–119.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. 2001. Dinosaurios hipsilofodóntidos (Ornithischia: Ornithopoda) en la Península Ibérica. En Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas (Ed.): *Actas I Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes, 175–266.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. & Santos-Cubedo, A. 1998. Un húmero de iguanodóntido (Ornithischia: Ornithopoda) del Cretácico inferior (Aptiense) de Morella (Castellón, España). *Geogaceta*, 24: 279–282.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G. 1997. Primera cita de dinosaurios barionícinos (Saurischia, Theropoda) en el Barremiense superior (Cretácico inferior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Mas de las Matas* 17, 201–223.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Cruzado-Caballero, P., Infante, P., Moreno-Azanza, M. 2005. Baryonychine teeth (Theropoda: Spinosauridae) from the Lower Cretaceous of La Cantalera (Josa, NE Spain). *Kaupia/Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte* 14, 59–63.
- Salgado, L. y Coria, R. 1993. El género *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano) de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 30 (2), 119–128.
- Salgado, L. y Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltasaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 37 (3), 259–264.
- Salgado, L., Coria, R. A. y Calvo, J. O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, 34 (1), 3–32.
- Santos-Cubedo, A., Santisteban, C. de and Galobart, A. 2009. New dinosaur findings from Arcillas de Morella Formation (Spain). In: P. Godefroit and O. Lambert (eds.), *Tribute to Charles Darwin and Bernissart Iguanodons: New Perspectives on Vertebrate Evolution and Early Cretaceous Ecosystems*. Brussels: 87.
- Sanz, J.L., Casanovas, M.L. & Santafé, J.V. 1982. Paleontología. In: *Geología y Paleontología (Dinosaurios) de las Capas Rojas de Morella (Castellón, España)* (J.V. Santafé, M.L. Casanovas, J.L. Sanz. & S. Calzada). Diputación Provincial de Castellón y Diputación de Barcelona, 69–169 pp.
- Sanz, J.L., Santafé, J.V. & Casanovas, M.L. 1983. Wealden Ornithopod dinosaur *Hypsilophodon* from the Capas Rojas Formation (Lower Aptian, Lower Cretaceous) of Morella, Castellón, Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 3: 39–42.
- Sanz, J. L., Buscalioni, A. D., Casanovas, M. L. y Santafé, J.V. 1987. Dinosaurios del Cretácico Inferior de Galve (Teruel, España). *Estudios geológicos*, Vol. Extr. Galve–Tresp, 45–64.
- Sereno, P.C. 1986. Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Society Research* 2, 234–256.
- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Hans, B.G., Larsson, C.E., Lyon, G.H., Marcot, J.D., Rauhut, O.W.M., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varricchio, D.D., Wilson, G.P., Wilson, J.A. 1998. A Long-Snouted Predatory Dinosaur from Africa and the Evolution of Spinosaurids. *Science* 282, 1298–1302.
- Tidwell, V., Carpenter, K. y Meyer, S. 2001. New Titanosauriform (Sauropoda) from the Poison Strip Member of the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Utah. In: *Mesozoic Vertebrate Life* (Eds. D.H. Tanke and K. Carpenter). Indiana University Press, 139–165.

- Torcida, F., Fuentes, C., Izquierdo, L.A., Montero, D., Urien, V. 1997. Dientes de dinosaurios terópodos (cf. *Baryonyx*) en el Weald de Burgos (España). *Studia Geológica Salamanticensia* 33, 59–65.
- Torcida, F.F., Izquierdo, L.A., Huerta, H.P., Montero, H.D., Pérez, M.G. 2003. Dientes de dinosaurios (Theropoda, Sauropoda), en el Cretácico inferior de Burgos (España), in: Pérez-Lorente, F. (Coord.), *Dinosaurios y otros reptiles Mesozoicos de España*. Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja, Instituto de Estudios Riojanos, Universidad de La Rioja, Logroño, pp. 335–346.
- Upchurch, P. 1998. The Phylogenetic Relationships of Sauropod Dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 124, 43–103.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. and Dodson, P. 2004. Sauropoda. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H (eds.): *The Dinosauria*. Second Edition. University of California Press, 259–322.
- Vieira, L.I. y Torres, J.A. 1995. Presencia de (Saurischia, Theropoda) en el Weald de La Rioja (España). Nota previa. *MUNIBE (Ciencias Naturales - Natur Zientziak)* 47, 57–61.
- Vilanova y Piera, J. 1873. Sesión del 5 de febrero de 1873. *Acta de la Sociedad Española de Historia Natural*, 2, 8.
- Weishampel, D. B. 1984. Evolution of jaw mechanisms in ornithomimid dinosaurs. *Adv. Nat. Embryol. Cell Biol.* 87, 1 –110.
- Wilson, J.A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(4): 639–653.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136 (2), 215–275.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of Paleontology* 18(2) Society of Vertebrate Paleontology, Memoir 5, 1–68.
- Yagüe, P., Upchurch, P., Sanz, J. L. y Gasulla, J. M. 2001. New sauropod material from Early Cretaceous of Spain. The 49th Annual Symposium of Vertebrate Paleontology and Comparative Anatomy (SVPCA). The Yorkshire Museum.



CAPÍTULO 5: Conclusiones

Figura 5.1. Recreación de la tortuga *Eodortoka morellana*, obra de Carlos de Miguel Chaves

El estudio del registro fósil del Cretácico Inferior de Morella tiene una larga trayectoria histórica en la paleontología de la Península Ibérica. Vilanova en el siglo XIX, Royo y Gómez en el primer tercio del siglo XX, Santafé, Casanovas y Sanz en los años ochenta del mismo siglo y actualmente gran parte de los grupos de investigación españoles en vertebrados mesozoicos han realizado aportaciones al conocimiento de la paleofauna de la Formación Arcillas de Morella (Barremiense superior).

Los yacimientos de la Fm. Arcillas de Morella han aportado un registro fósil de cerca de 6.000 restos, principalmente de vertebrados. De estos, más de 4.500 se han hallado en la Cantera del Mas de la Parreta, en la que están representados todos los grupos taxonómicos reconocidos en la Formación.

El conjunto faunístico de vertebrados está formado por peces cartilaginosos y varios peces óseos, anfibios, varios tipos de tortugas, escamosos, tres taxones de cocodrilos, plesiosaurios, pterosaurios y al menos ocho taxones de dinosaurios.

Dentro de la fauna no dinosauriana destaca la presencia de dos nuevas formas de tortugas: *Brodiechelys royi* y *Eodortoka morellana*. También es digna de mención la numerosa colección de restos (dientes y vértebras) de reptiles marinos del grupo de los plesiosaurios, dada la escasez de estos sauropterigios en el registro fósil ibérico del Cretácico Inferior.

El clado Dinosauria presenta un registro abundante y diverso en la colección fósil de la Cantera del Mas de la Parreta y está formado por los cuatro grandes linajes de dinosaurios del Cretácico Inferior europeo: saurópodos, terópodos, tireóforos y ornitópodos.

Aunque otros yacimientos de Morella aportan una información mayor sobre los saurópodos, también los yacimientos de la cantera contienen elementos interesantes. Se puede destacar que, hasta el momento, es el único lugar de la zona en el que se han podido encontrar dientes de este grupo. Los caracteres morfológicos analizados de determinados restos pélvicos indican que se trata, probablemente de una nueva forma de titanosauriforme emparentada con los braquiosaurios. Esta conclusión preliminar es congruente con la hipótesis específica planteada para el grupo al principio de esta memoria, pero indicaría también que la fauna de saurópodos reconocidos no correspondería a ninguno de los saurópodos actualmente descritos en el “Greater Wealden” del Cretácico Inferior europeo.

Los restos de terópodos recogidos en la Cantera del Mas de la Parreta, aunque siempre se han recuperado como elementos aislados, son relativamente abundantes (se han localizado en 10 de los yacimientos de la cantera) y en su mayoría corresponden a piezas dentales. De los materiales asignados a los tres linajes de tetanuros: espinosaurios, alosauroides y celurosaurios, son los espinosaurios los que presentan un registro más completo. Existen ejemplares que pueden ser atribuidos a un miembro de Allosauroides y que incluso comparten algunos caracteres con miembros de Carcharodontosauria, pero el material disponible no permite una asignación precisa. Los restos de celurosaurios se restringen a algunos dientes cuya asignación precisa tampoco es posible. En estas condiciones, ninguno de estos grupos resulta relevante respecto a la hipótesis formulada. Los restos de espinosaurios se atribuyen a un barioniquino diferente a *Baryonyx walkeri*. Esta atribución solamente confirma de manera parcial la hipótesis específica planteada para el grupo al principio de esta memoria. En principio la presencia de un espinosaurio barioniquino resulta coincidente con la composición de terópodos del “Greater Wealden” en el Cretácico Inferior europeo. Sin embargo las diferencias propuestas respecto a *Baryonyx walkeri* indican la presencia de una forma exclusiva aún por determinar.

Los restos atribuibles a dinosaurios tireóforos en la cantera están representados por el anquilosaurio *Polacanthus* sp. Los restos hallados corresponden a elementos dermatoesqueléticos, como espinas dérmicas presacras y caudales, fragmentos del escudo sacropélvico, varias placas crestadas y osículos dérmicos también crestados. La ausencia de un surco en el borde posterior de las espinas presacras y la morfología del escudo sacropélvico, en el que las protuberancias carenadas o en forma de domo son relativamente pequeñas y bajas dorsoventralmente, son caracteres compartidos con el género *Polacanthus*. Por el momento, la ausencia de más elementos diagnósticos no permite una identificación más precisa. En cualquier caso, se confirma la hipótesis de la presencia de este género de anquilosaurios presentes en el “Greater Wealden” en la Formación Arcillas de Morella.

El grupo mejor representado es el de los ornitópodos. Los restos de ornitópodos basales son relativamente escasos (formas cercanas posiblemente a *Hypsilophodon*). Sin embargo, el grupo de los estiracosternos es muy abundante y está presente en todos los yacimientos de la cantera.

Se confirma la hipótesis de la presencia de *Mantellisaurus* en la Formación Arcillas de Morella, representado por elementos craneales, axiales, pélvicos y apendiculares.

Como ocurre en el resto de los yacimientos de la Formación Arcillas de Morella, *Iguanodon bernissartensis* tiene una amplia representación en los yacimientos de la cantera. Varias carcacas, más o menos completas, de varios ejemplares, y una gran cantidad de elementos aislados, han permitido una información esquelética completa y confirmar la alta frecuencia de este gran dinosaurio ornitópodo en los yacimientos de la cantera, como ocurre en otros escenarios europeos.

Por otra parte se ha comprobado la existencia de una forma de ornitópodo exclusiva del registro morellano, esta nueva forma es un estiracosterno “iguanodontoideo” que presenta diferencias tanto con *Iguanodon* como con *Mantellisaurus* pero que está filogenéticamente más cercano a estos que al resto de *Stiracosterna* tanto del Cretácico Inferior ibérico, como del resto de Europa. Este taxón se ha diagnosticado por nueve autopomorfías y una única combinación de caracteres.

En cuanto a la hipótesis general planteada en esta memoria, la diversidad faunística permite comprobar que la Formación Arcillas de Morella estaría integrada dentro de la unidad paleobiogeográfica del “Greater Wealden” europeo final, con una combinación de formas coincidentes con formaciones principalmente inglesas, belgas e ibéricas sincrónicas. Sin embargo, se ha podido comprobar también la presencia de elementos exclusivos de la Formación Arcilla de Morella, al menos entre los dinosaurios saurópodos y ornitópodos.

AGRADECIMIENTOS

*Yo hago lo que tú no puedes, y tú haces
lo que yo no puedo.*

Juntos podemos hacer grandes cosas

Teresa de Calcuta

A la memoria de mis padres (Ismael y Delfina), a la de mi hermano Ignacio, a la de mi primo Adolfo y a mi sobrino Toño.

Creo firmemente en la participación y en la labor de equipo. Con toda seguridad sin los colegas y amigos que han estado a mi lado apoyándome y enseñándome, no solo esta tesis no existiría, sino que probablemente mi vida profesional estaría alejada de la paleontología. Mi agradecimiento a una infinidad de personas que no va a ser posible enumerar. A aquellas integrantes de proyectos en los que he participado, a aquellas que han confiado en mí y aquellas cuyo propósito ha sido siempre estudiar, proteger y difundir el patrimonio paleontológico.

Sin embargo comienzo con algo atípico. Paradójicamente, gracias a una enfermedad. Si 1991 significó un momento crítico en mi vida, también significó a partir de entonces un cambio de rumbo que me ha traído hasta aquí. Por tanto, mis primeros agradecimientos para la gente que cuidó de mí desde aquel año y de nuevo ahora. A la Sanidad Pública en general, de la cual me declaro encendido defensor, y por supuesto a todo el personal del Hospital General Universitario de Castellón. Especialmente, a los Dres José Luís Salvador, Homero Alfredo Beltrán, Rafael García Calvo y Nicolás Martínez de Cirugía General, a Xavier Ametller y Bárbara Bodega de Cirugía Vascular, a José H. García Vila de Radiología, a Ricardo Tosca de Pediatría, a las supervisoras de planta Tere Claramonte y Tere Monfort y a Nuri Sebastià de la consulta de Cirugía.

Mis primeros contactos serios con la paleontología se sitúan en 1978 colaborando en la intervención paleontológica del yacimiento de Mas de Romeu, realizada por el Instituto de Paleontología de Sabadell, bajo la dirección de José Vicente Santafé. Gracias a Santafé y a M^a Lourdes Casanovas, con los que he coincidido en varios proyectos, fui orientando mi vocación con algún que otro sobresalto. En este equipo de instigadores se une, a partir de 1994, y que dure, José Luis Sanz (Pepelu).

Entre las muchas cosas que debo agradecer a Pepelu y a Francisco Ortega (Patxi), una es que accediesen a dirigir mi tesis y, como en parte del título de una novela de Carmen Rico Godoy, “no morir en el intento”. Junto a ellos, Fernando Escaso ha tutelado esta tesis con interés desinteresadamente, siempre ahí cuando los necesitas aunque estén en los confines del mundo. En todos los proyectos que he intervenido han estado los tres (no los voy a repetir), más el equipo de intervención paleontológica de guardia, Adán Pérez, Iván Narváez y Pedro Mocho, junto con Elisabete Malafaia.

Javier Fabregat, Ximo Puig y Ernesto Blanch del Ayuntamiento de Morella me situaron como coordinador en la creación del primer museo Temps de Dinosaurès. Con Pepe y Lourdes conseguimos, junto al diseñador Jordi Ballester y al artista Manolo Martín, sacar adelante a uno de los primeros museos específicos en dinosaurios de España.

Mis agradecimientos: A Ramón Salas, Ferran Colombo, Desiré Gàmez y Pamela Paciotti, de la Universidad de Barcelona, por sus trabajos de estratigrafía y sedimentología, así como por la realización de la columna sintética de la Cantera del Mas de la Parreta. A Carles Martín-Closas y Xavier Delclós por sus aportaciones en el campo de la paleoflora. A José Ignacio Canudo y Xavier Pereda por su colaboración en el estudio de los terópodos y tireóforos. A Joaquín Moratalla por sus enseñanzas en icnología.

A los colegas de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel, especialmente a Luis Alcalá, por acogerme en su casa de Madrid durante los cursos de doctorado, a Rafa Royo y a Alberto Cobos. Begoña Sanchez del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid por su colaboración y por el excelente trabajo de preparación de uno de los primeros restos localizado en la cantera.

A la empresa Vega del Moll, S.A., propietaria de la Cantera del Mas de la Parreta, a su ex-gerente Víctor Beltrán, a la actual gerente María José Adelantado, al encargado de la cantera Francisco García, al facultativo de minas José Antonio Godes y a todos los trabajadores de la cantera por su implicación y colaboración, tanto en la localización de los distintos yacimientos como en la extracción de los restos.

A los colegas y amigos del comité organizador de las XIX Jornadas de Paleontología, celebradas en Morella en octubre del 2004, Pepe y Lourdes, Miguel V. Pardo, Juan Usera, Rodolfo Gzalo, Rebeca Pérez y Anna García-Forner.

Al Museo de la Valltorta de Tirig y sus directores Rafael Martínez, Guillermo Morote y Josep Casabó y al Ayuntamiento de Morella, a los alcaldes Javier Fabregat, Ximo Puig y Rhamsés Ripollés, por permitir el acceso a las colecciones fósiles y por su implicación con el patrimonio paleontológico.

A Pilar Yagüe, a Oscar Cambra-Moo y a Rodrigo Llopis por acompañarme, tanto en los trabajos de campo como en el estudio de los primeros restos de la cantera. A Mauro García Oliva por su ayuda en el control paleontológico de la cantera.

A los colegas de las campañas de excavación en Sant Antoni de la Vespa, a Angel Galobart, Andrés Santos, Begoña Poza, Maite Suñer, Amelia Florencia, José María Albert, Pascual Juan, Carles de Santiesteban, Marc Furió, Mercedes Llandres, Marcos Martín, Francisco Gascó, Aitor Sopenana y a las empresas que financiaron el proyecto, Renomar y Castelló Cultural.

A los compañeros del Proyecto Paldes, primeramente, un enorme recuerdo a un gran amigo que nos dejó, Antonio Pomares, a José Manuel Marin, Nacho Fierro, Manuel Iñesta, José Francisco Millan, Antonio Molina, Pere Deltell, Pepe Ten, Adoración Martinez, Enric López, Edesio, Germán y Nacho del equipo de filmación CEDECOM, Nicole Morais, Andrée Rochette y Mohamed Echika. El trabajo de campo y la convivencia en el desierto de Níger no es nada fácil y creo que salimos airoso del reto.

A los compañeros de excavación del yacimiento de Andrés, en la freguesía de Santiago de Litém del concelho de Pombal (Portugal), Pedro Dantas, Beta, Bruno Silva, Ivan Gromicho y Bruno Ribeiro. Además, con ellos he compartido otras experiencias paleontológicas.

A toda la gente que participó en la excavación del yacimiento de Lo Hueco, casi todos buena gente y excelentes profesionales, además algunos que no conocía, se convirtieron en amigos: Fátima Marcos, Luis Angel Izquierdo, Fabien Knoll, Verónica Díez, Cristina Mateos, Elena Jiménez, Zain Belaustegui, Angélica Torices, Oscar Luis Gómez y muchos más.

A los colaboradores en los trabajos de campo de la cantera, Manuel Domingo García Sanz, Mateo López, Jesús Royo, Juan Miguel Soler y Miguel Angel Aguilar, por su implicación pero sobre todo por su amistad. Entre ellos también a mis dos hijos Miquel Gasulla y Genia Shylov que, dando sus primeros pasos en la paleontología, han aportado su trabajo en la localización de restos.

A los conservadores y científicos que me han dado facilidades para poder acceder a las colecciones de sus instituciones: Paul Barrett (Natural History Museum de Londres, Gran Bretaña); Pascal Godefroit (Institut Royal des Sciences Naturelles de Bruselas, Bélgica); Luis M. Chiappe y su equipo (Dinosaur Institute de Los Angeles County Museum, Los Ángeles, California, U.S.A.); Fernando Barriga (Museo Nacional de Historia Natural de Lisboa, Portugal); Daniela Schwarz (Museum für Naturkunde de Berlin, Alemania); José Vicente Santafé (Institut de Paleontología Miquel Crusafont, Sabadell); Jorge Wagensberg (Cosmocaixa, Barcelona); Jesús Madero y Fernando Escaso (Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha de Cuenca); Luis Alcalá (Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid); José Ignacio Canudo (Departamento de Ciencias de la Tierra de la Universidad de Zaragoza, Zaragoza); Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas de los Infantes, especialmente Fidel Torcida y Luis Angel Izquierdo (Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes, Burgos); Anna García (Museu de Geologia, Universitat de Valencia, Burjassot).

De todos los museos se aprende algo. Fukui Prefectural Dinosaur Museum (Katsuyama, Japón), Nacional Museum of Nature and Science (Tokio, Japón). Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (Pekín, China), Geological Museum of China (Pekín, China), Museum of Natural History (Pekín, China); Shanghai Oriental Geological Museum (Shanghai, China), Shanghai Science & Technology Museum (Shanghai, China). Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (Buenos Aires, Argentina), Museo Municipal Carmen Funes (Plaza Huincul, Neuquén, Argentina), Museo Paleontológico Ernesto Bachmann (El Chocón, Neuquén, Argentina), Museo Paleontológico Egidio Feruglio (Trelew, Chubut, Argentina), Proyecto Dino (Lago Barreales, Neuquén, Argentina). Australian Age of Dinosaurs Pre-museum (Winton, Queensland, Australia), Australian Museum (Sydney, Australia), Dinosaur Walk Melbourne Museum (Melbourne, Australia), Queensland Museum & Science Centre (Brisbane, Australia). Museo del Jurásico de Asturias (Colunga), Dinopolis (Teruel), Centro de Interpretación Paleontológica de La Rioja (Igea), Museo municipal Paleontológico de Galve (Galve), Museo de Ciencias Naturales de Valencia (Valencia), Museo Paleontológico de Elche (Elche).

A Castelló Cultural, especialmente a Carlos Lacalle, José Luis Gimeno y Vicent Farnós, no llegamos a nada pero lo intentamos. También al personal del IVC+R, especialmente a Gema González.

Un agradecimiento a un grupo de colegas y amigos heterogéneo: a Enric Forner, Paco Ledesma, Manolo Llopis, Diego Pol, Pablo Puerta, Andrea Arcucci, Laura Codorniu, Guillermina Giordano, Angela Buscalioni, Margarita Belinchón, Alvaro Arasa, Carolina Fuentes y Manuel Meijide, Carlos Martínez, Vanda Faria, Luis Azevedo y Ana Jorquera.

Finalmente, a Ana.

